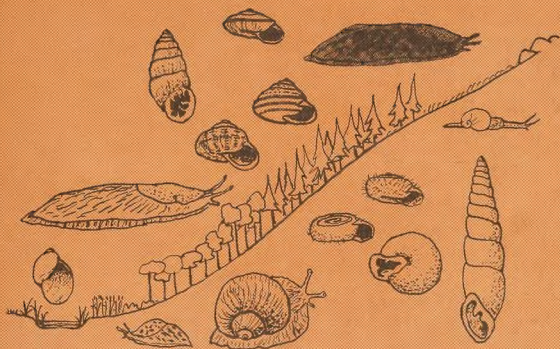


P 3966

# HALIOTIS



1972\_ VOL. 2\_ N° 1.



MOLLUSQUES des ALPES





H A L I O T I S

1ère REUNION de la SOCIETE FRANCAISE de MALACOLOGIE  
et de la SOCIETA MALACOLOGICA ITALIANA

LYON, 1er - 3 mai 1971

-----

"LES MOLLUSQUES DES ALPES"

|   |    |
|---|----|
| H. CHEVALLIER : Arionidae (Mollusca, Pulmonata) des Alpes et du Jura français . . .                     | 7  |
| A. GIROD : Les Mollusques lacustres des couches sédimentaires post-wurmiennes du Lac de Ledro . . . . . | 25 |
| E. PEZZOLI : Alcuni appunti su Hydrobiidae dell'Italia settentrionale . . . . .                         | 37 |
| <br><i>Communication présentée à l'occasion de la réunion sur les mollusques des Alpes :</i>            |    |
| J. ALVAREZ : Lymnaea stagnalis (L.) en Espagne . . . . .  | 41 |

*Note présentée lors du 1er Congrès de la SOCIETE FRANCAISE de MALACOLOGIE, CAEN, 7 - 12 septembre 1970, au Colloque sur la sexualité des mollusques :*

|  |    |
|--|----|
| A. RICHARD : Rythmes sexuels chez les Céphalopodes : Etude expérimentale du cycle biologique de la seiche ( <i>Sepia officinalis</i> L.) . . . . . | 43 |
|--|----|

-----





## REUNION SUR LES "MOLLUSQUES DES ALPES"

organisée par la Société Française de Malacologie et la Società Malacologica Italiana, du 1er au 3 mai 1971, à Lyon.

### I. - PROGRAMME DE LA REUNION.

Samedi 1er mai et Dimanche 2 mai (matin) : Communications et discussions. Auteurs des communications : J. Alvarez, H. Chevallier, A. Girod, E. Pezzoli.

Dimanche 2 mai, après-midi : excursion dans la région lyonnaise. Visite des principaux gisements fossilifères du loess würmien ; récolte des Mollusques fossiles de ces gisements et récolte de Mollusques terrestres actuels dans ces sites et dans des biotopes voisins.

Participants à ces séances de travail : J. Alvarez, L. Chaix, H. Chevallier, P. Elouard, A. Girod, E. Pezzoli, M. Richardot, A.M. Testud, F. Toffoletto, G. Truc et R. Vilain.

Lundi 3 mai : Réunion de travail de la "Commission Faunistique Continentale" de la Société Française de Malacologie.

Participants : J. Alvarez, L. Chaix, H. Chevallier, J.J. Puissegur, A.M. Testud, G. Truc et R. Vilain.

### II. - COMPTE-RENDU DES DISCUSSIONS.

Les discussions suscitées par les communications présentées aux séances de travail ont porté sur divers problèmes relatifs à la taxinomie, à l'écologie, au polymorphisme des mollusques actuels ainsi qu'à la paléocologie des Mollusques du Quaternaire.

Les mollusques terrestres et fluviatiles des Alpes offrent, en effet, un vaste domaine de recherches pour les taxinomistes, les biogéographes, les écologistes, les généticiens et les quaternaristes. Ces sujets d'étude sont loin d'être épuisés et certains même n'ont été que sommairement abordés.

Dans les Alpes françaises la plupart des prospections ont été effectuées au siècle dernier et certaines régions n'ont jamais été explorées par des malacologistes. L'inventaire des Mollusques du département des Hautes-Alpes reste à faire. Les Alpes de Haute-Provence ont été incomplètement prospectées par Margier et Caziot. Les Mollusques de l'Isère, de la Savoie, de la Haute-Savoie et du Bassin du Léman sont, par contre, mieux connus, grâce aux recherches de Dumont et Mortillet, Payot, Locard, Bourguignat, Coutagne et Gras au XIX<sup>e</sup> siècle, études poursuivies, après 1900, par Piaget, Favre, Memod, Forcart... Sur le plan taxinomique des révisions restent cependant à effectuer. En biogéographie les affinités entre certaines espèces des Alpes et des espèces holartiques semblables ou voisines sont à préciser (certains malacologistes parlent d'espèces "boréo-alpines"). La glaciation alpine a pu, en effet, conserver des espèces que l'on ne retrouve qu'au Nord de l'Europe. D'autre part, des phénomènes d'endémisme se sont produits ; des sous-espèces ou des races géographiques se sont différenciées des formes de plaine. On assiste souvent même à une microvariation d'une forme de val-

lée à une forme d'altitude. Par exemple, Arianta arbustorum présente souvent une forme naine en altitude (forme alpícola)...

Ces phénomènes nous font aborder le problème de l'influence du milieu sur le polymorphisme intraspécifique. Chez les Mollusques terrestres, une forme montagnarde peut être, dans certains cas, d'origine écologique. Les différences de climat et de milieu provoquent des modalités différentes dans la croissance, le cycle biologique, la durée de vie et la taille des individus. A l'inverse d'Arianta arbustorum, Cepaea nemoralis présente des coquilles de grande taille en altitude. Ce fait a été noté principalement dans les Pyrénées (Lamotte et coll. ; Ortiz...). Il semblerait y avoir un rapport entre la taille et la longévité de l'animal. Des populations vivant dans un milieu peu favorable, auraient une croissance plus lente que celle des populations de milieu favorable mais elles atteindraient une taille plus grande. Cette loi a été vérifiée chez des Prosobranches marins (Fischer-Piette ; Gaillard...). Pour les Pulmonés terrestres et fluviatiles, des études récentes sur la croissance et le cycle d'espèces appartenant aux genres Arion, Lymnaea et Bulinus, montrent qu'il peut en être de même, tout au moins dans certains cas.

Une forme de montagne peut être aussi d'origine génétique. Le milieu agirait, dans ce cas, en sélectionnant les génotypes les mieux adaptés physiologiquement aux facteurs externes. Une variation pourrait enfin être la somme d'un tel mécanisme génétique et de phénomènes somatiques. Tel est le cas, peut-être, de la variation progressive avec l'altitude de la pigmentation de la "Limace rouge", Arion rufus. Dans les vallées les populations de Limaces sont de couleur orange, rouille ou bien offrent un polychromisme étendu, mais à mesure que l'on s'élève, les variétés de couleur claire disparaissent pour ne faire place, vers 1000 m, qu'à des individus brun foncé ou noirs. Ce phénomène a été étudié dans les Alpes suisses par Albonico.

Dans les eaux douces, l'influence du milieu peut être aussi spectaculaire. La plupart des espèces de Gastéropodes et de Pélécytopodes d'eau douce ou d'eau saumâtre sont polymorphes. La variation de certains caractères (taille, épaisseur de la coquille...) est de nature somatique mais d'autres caractères (présence ou absence de crêtes spirales ou d'épines sur la coquille de certains Prosobranches, par exemple) seraient génétiques. Les composants du milieu provoquant ces variations sont souvent difficiles à déterminer. Un polymorphisme très accentué, de caractère tératologique, serait dû à un milieu devenu défavorable. On peut évoquer, par exemple, les malformations constatées par De Folin, au siècle dernier, chez des Limnées de l'étang d'Hossegor (Landes), des Melanopsis difformes provenant de gisements sahariens du Quaternaire récent (Fouilles Alimen à Beni Abbès et Er-foud), etc...

H. CHEVALLIER

### III. - COMPTE-RENDU DE L'EXCURSION DU 2 MAI.

Cette excursion a conduit les participants dans les deux principaux gisements du loess würmien de la région lyonnaise, situés sur la bordure méridionale de la Côte de Dombes.

L'un, ou gisement de Sathonay-Camp, étudié jadis par C. Mazenot, livre en abondance les principales espèces du loess würmien :

Fruticicola hispida var. terrena, Succinea oblonga var. elongata, Arianta arbustorum var. alpícola, Pupilla muscorum typique et tous les passages à la forme alpícola.

L'autre, ou gisement du bois de la Casse, situé à 400 m du précédent, présente l'intérêt de posséder une espèce absente aujourd'hui de la faune de France : Columella columella. La pré-



sence de cette espèce souligne bien le caractère rigoureux du climat qui régnait à l'époque würmien dans cette partie de la région lyonnaise. Clausilia parvula var. ventricosa n'est pas rare dans ce gisement.

Au total, cette malacofaune du loess würmien, riche en individus (1000/m<sup>2</sup> pour 7 mm de dépôt) mais pauvre en espèces, permet de mettre en évidence la présence d'espèces à caractère montagnard, liées à la proximité des glaciers alpins de cette époque.

G. TRUC.





ARIONIDAE (MOLLUSCA, PULMONATA) DES ALPES

ET DU JURA FRANCAIS

par H. CHEVALLIER\*

RESUME :

Ces recherches sur l'anatomie et sur les variétés de coloration des Arionidae (genre Arion) mettent en évidence la complexité des phénomènes de spéciation et de variabilité. On a affaire, dans la plupart des cas, à des super-espèces ou à des complexes spécifiques renfermant une hiérarchie d'espèces, de sous-espèces et de formes.

Le complexe "Arion empiricorum" a été particulièrement étudié. Ce complexe comprend trois espèces sœurs Arion rufus, A. ater et A. lusitanicus. L'espèce A. rufus renferme au moins, trois sous-espèces dont l'une d'elles, A. rufus rufus, présente à son tour deux formes anatomiques. L'interfécondité est probable entre les formes, possible entre les sous-espèces, pratiquement impossible entre les espèces jumelles.

Par ailleurs, le complexe empiricorum présente des phénomènes de polychromisme en rapport avec le milieu et similaires dans chaque catégorie taxonomique.

Pour Arion subfuscus la variabilité taxonomique et polychromique est, apparemment, du même genre que celle du complexe A. empiricorum. Chez les Carinarion, on peut distinguer deux "formes" : circumscriptus s.s. et silvaticus. C'est la première fois que la forme silvaticus est reconnue en France.

Remerciements :

Je remercie vivement le Dr. Van Regteren Altena des conseils qu'il me prodigue depuis plusieurs années dans le domaine de la systématique et la taxonomie des Limacien européens. Le Dr. Walden a eu, de son côté, l'amabilité d'examiner ma collection de Carinarion et de me fournir des renseignements taxonomiques sur ce groupe. Je tiens à remercier aussi Ph. Bouchet pour l'aide technique qu'il m'a apportée dans les montages de radulas : une méthode de coloration au picro-indigocarmin et au lactophénol d'Amann a été utilisée et a donné de bons résultats.

Les Arionidae faisant l'objet de cette étude proviennent de récoltes que j'ai effectuées durant l'été 1969 dans les départements du Jura, de la Haute-Savoie, de la Savoie, des Hautes-Alpes et des Alpes-de-Haute-Provence (ex Basses-Alpes) et en 1971 dans le département de l'Ain et dans le Jura suisse près de Genève.

\* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55, rue Buffon, Paris Vè.

## ARIONIDAE

Sous-Famille des ARIONINAE

Genre ARION FERUSSAC, 1819.

1. SOUS-GENRE ARION S.S., GERMAIN, 1930 = LOCHEA (MOQUIN-TANDON, 1845) HESSE, 1926.

ARION (ARION) RUFUS (LINNE, 1758) POLLONERA, 1889.

Arion rufus POLLONERA, 1889, fig. 27 (génitalia), localité : Brème, Allemagne (figure reproduite par Germain, 1930 : fig. 18) - Collinge, 1897, fig. 2, loc. : Iles Brit. - Quick, 1947, fig. 1, loc. : Swansea, G.B. - Arion ater rufus, Quick, 1960, fig. 6 K, Iles Brit.

Les références ci-dessus correspondent à la sous-espèce de Arion rufus que je nomme Arion rufus rufus POLLONERA.

L'histoire du groupe taxonomique de Arion rufus est assez compliquée. Je n'entrerai pas ici dans la critique détaillée de la valeur nominale des termes rufus et ater ; cette analyse a été faite par Van Altena (1963). Linné désignait par le terme ater les grands Arion noirs de Suède et par celui de rufus les rouges. Cette terminologie ne fut pas adoptée par Férussac (1819) qui, lui, ne voit qu'une seule espèce qu'il appelle Arion empiricorum. Pollonera, en 1889, sur des critères anatomiques de l'appareil génital, distingue trois espèces qu'il nomme Arion ater (en Suède), A. rufus (en Allemagne) et A. lusitanicus (au Portugal). Collinge (1897) suit Pollonera en reconnaissant dans les Iles Britanniques A. ater, A. rufus, A. lusitanicus et une quatrième espèce qu'il désigne par le terme féussacien de A. empiricorum. Les auteurs suivants, cependant, reviennent à la conception de Férussac en groupant A. rufus et A. ater en une seule espèce : A. ater des auteurs anglais (exemple : Taylor), A. empiricorum des auteurs allemands (exemple : Hesse).

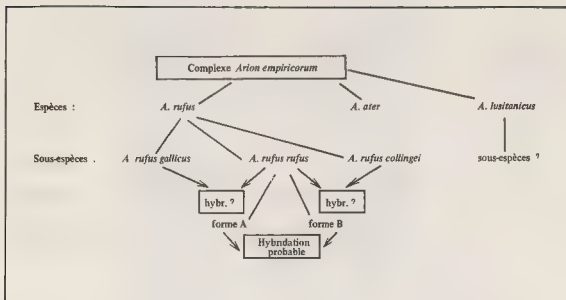
Les auteurs contemporains (Quick, 1947 ; Boettger, 1949) séparent à nouveau A. ater de A. rufus ; mais Quick, ayant constaté chez certains spécimens anglais un appareil génital paraissant intermédiaire entre celui de rufus et celui de l'ater, conclut à l'interfécondité et fait des deux espèces de Linné deux sous-espèces qu'il appelle Arion ater ater (= A. ater) et A. ater rufus (= A. rufus).

Mon opinion est celle de Boettger qui considérerait A. rufus et A. ater comme des espèces jumelles mais non comme des sous-espèces. Arion lusitanicus est à rapprocher, lui aussi, de ces deux espèces. Cette trilogie d'espèces constitue un complexe que j'appellerai "complexe Limace rouge" ou "complexe Arion empiricorum".

A l'intérieur de l'espèce A. rufus je distingue, actuellement, trois sous-espèces : A. rufus rufus, à large aire géographique, A. rufus collingei que j'ai reconnue dans les Alpes et A. rufus gallicus, sous-espèce des Pyrénées que je décrirai dans un travail ultérieur. La sous-espèce A. rufus rufus possède, elle-même, deux formes anatomiques A et B qui sont vraisemblablement interfécondes. L'interfécondité est également probable entre rufus A., ou rufus B., et collingei ou gallicus. Le complexe A. empiricorum est schématisé dans le tableau A.

a. Arion rufus rufus POLLONERA, forme A (fig. 3).

Arion rufus rufus POLLONERA, 1889, supra cit. - Abeloos, 1944, fig. 71loc.: Rennes ou Poitiers (?) - Ellis, 1965a, fig. 5, loc. : Wallington, Surrey, G.B. et 1965b, fig. 9, loc. : Cheriton Bishop, Devon, G.B. - Chevallier, 1969, fig. 1 a, loc. Seine Maritime et 1970, fig. 4, loc. : Bretagne.



Tabl. A - Systématique du "complexe Limace rouge" ("*Arion empiricorum*").

Cette forme est caractérisée par un atrium génital supérieur comportant une protubérance latérale plus ou moins développée. Les trois conduits génitaux (oviducte, canal du réceptacle séminal et épiphallus) aboutissent, en général, dans l'atrium sur un même plan. Cette forme est indiquée par la littérature en Allemagne, en Grande-Bretagne et aussi en Belgique (Adam, 1960). En France je l'ai reconnue dans le Bassin Parisien, en Normandie, en Bretagne et en Côte-d'Or. Dans le Jura français elle se rencontre dans les départements du Jura et de l'Ain. Dans les Alpes je ne l'ai trouvée suffisamment typique que dans une localité : Albertville (Savoie).

b. *Arion rufus rufus* POLLONERA, *forme B* (fig. 4, 5, 8).

*Arion* (*Arion*) *rufus* Boettger, 1949, fig. 1, loc. : Celle, près de Hanovre.

Dans cette forme la protubérance est absente. Le canal du réceptacle séminal et l'épiphallus se jettent dans l'atrium à un niveau souvent légèrement supérieur au débouché de l'oviducte (fig. 4). Cette forme se rencontre, parfois mêlée avec la forme A, dans le Nord de la France ; dans le Sud-Ouest et le Centre, elle la remplace totalement. Dans le système alpin je l'ai identifiée dans les départements du Jura et de l'Ain, en Haute-Savoie (bords du Léman) et en Savoie.

c. *Arion rufus collingei* COLLINGE, 1897 (émend.) fig. 1, 2, 5, 9, 11).

*Arion empiricorum* Collinge, 1897, fig. 3, Iles Brit. (sans précisions) - ? *Arion ater* Germain, 1930, fig. 19, la France "dans les Pyrénées et les Alpes" (sans précisions).

Collinge avait séparé cette forme, dans les Iles Britanniques, de *Arion rufus* (notre *A. rufus rufus*) et de *A. ater* et l'avait élevée au rang d'espèce, malheureusement sans préciser son origine. J'ai changé le nom *empiricorum* choisi par Collinge en *collingei* car le terme *empiricorum* prête trop à confusion, certains auteurs de langue allemande appelant *A. empiricorum* *A. rufus* ou bien le complexe *A. rufus* + *A. ater*. Germain (1930) avait également distingué, sous le nom *A. ater*, un grand *Arion* "noir" vivant dans les Alpes et les Pyrénées". L'appareil génital de *A. ater*, Germain

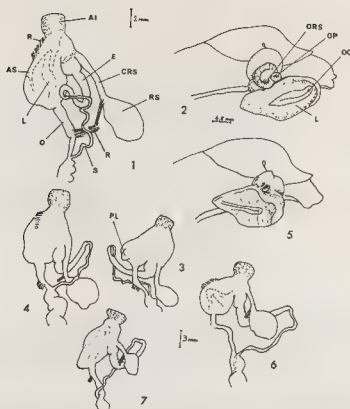


Fig. 1 et 2 - Arion rufus collingei, partie supérieure du génitalia et organes génitaux dévaginés, Samoëns (Hte-Savoie).

Fig. 3 - A. rufus rufus forme A, Albertville (Savoie).

Fig. 4 et 5 - A. rufus rufus forme B, Gorges de l'Arly, près de Ugine (Savoie).

Fig. 6 - A. rufus, forme indéterminée, Pont-Sarrazin, près de Gap (Htes-Alpes).

Fig. 7 - A. lusitanicus, forme atypique, même station que l'individu précédent.

AI : atrium inférieur ; AS : atrium supérieur ; E : épiphallus ; CRS : canal du réceptacle séminal ; L : Ligula ; O : oviducte ; OO : orifice de l'oviducte ; OP : orifice pénien ; ORS : orifice du réceptacle séminal ; PL : protubérance latérale ; R : muscle rétracteur ; RS : réceptacle séminal (= poche couplatrice) ; S : spermiducte.

semble correspondre soit à celui de Arion rufus collingei soit à celui de Arion rufus gallicus MAGNE, des Pyrénées.

A. rufus collingei se distingue de A. rufus rufus par la position de ses conduits génitaux : le débouché de l'épiphallus et du canal du réceptacle séminal est nettement situé dans un plan supérieur au débouché de l'oviducte. L'atrium supérieur au lieu d'être plus ou moins ovoïde, est allongé et il est enveloppé d'une tunique musculaire, laquelle est bien moins marquée chez A. rufus rufus

| Forme ou sous-espèce      | Origine              | 21 <sup>ème</sup> à 25 <sup>ème</sup> dent | 26 <sup>ème</sup> à 35 <sup>ème</sup> dent | Nombre total de dents dents par demi-rangee (*) |
|---------------------------|----------------------|--|--|---|
| <i>rufus A</i>            | Calvados             | cuspidées                                  | en général cuspidées                       | 53, 54, 56                                      |
| <i>rufus A</i>            | Côte-d'Or            | <i>id</i>                                  | <i>id.</i>                                 | 76, 80, 83                                      |
| <i>rufus B</i> (fig. 8)   | Ugine (Savoie)       | <i>id.</i>                                 | non cuspidées                              | 66, 70, 71                                      |
| <i>collingei</i> (fig. 9) | Samoëns (Hte-Savoie) | non cuspidées                              | non cuspidées                              | 57, 58, 61                                      |
| <i>collingei</i>          | Hte-Vienne           | <i>id.</i>                                 | <i>id.</i>                                 | 64, 66  |

(\*) un chiffre correspond à un individu étudié

Tabl. B - Caractères morphologiques de la radula pour différents soci, formes ou sous-espèces de Amon rufus de France.

(fig. 1). J'ai essayé de trouver d'autres critères taxonomiques pouvant confirmer ces distinctions sub-spécifiques basés sur l'appareil génital. L'étude de la mâchoire n'est d'aucun secours : son polymorphisme se situant au niveau individuel (fig. 11). L'examen des radulas a montré un polymorphisme accusé au niveau individuel et au niveau de chaque socius. Cependant, en tenant compte de ces variations, l'étude comparative semble indiquer un caractère particulier pour chaque sous-espèce ou forme de Amon rufus. Les dents latérales ont une cuspidé jusqu'à la 19ème ou 20ème chez toutes les formes, puis de la 21ème à la 35ème on constate des différences d'ordre, semble-t-il, subs spécifique. A partir de la 35ème le polymorphisme est d'ordre individuel et local. Ces différences sont résumées dans le tableau B et illustrées par les fig. 8, 9 et 10.

La dévagination de l'appareil génital pourrait, elle aussi, servir de caractère taxonomique chez les grands Amon. La ligula dévaginée de A. rufus rufus se présente comme un triangle isocèle (fig. 5), celle de A. rufus collingei est plutôt ovulaire (fig. 2). Les organes génitaux dévaginés de A. hispanicus et de A. subfuscus ont aussi une forme caractéristique (fig. 14 et 15).

Dans les Alpes françaises, j'ai reconnu A. rufus collingei dans la région de Samoëns (Hte-Savoie) : Samoëns (terrain municipal aux bords du Giffre), Les Carroz (Alt. 1120 m), les Allamands (au-dessus de Samoëns), Plonnex (dans la vallée du Giffre), Ponts-des-Gets. Des individus juvéniles récoltés dans le Jura suisse (au-dessus de Bassins, à 1100 m environ d'alt.), et en France dans l'Allier et le Puy-de-Dôme paraissent se rapporter aussi à cette sous-espèce. J'ai enfin déterminé comme étant des collingei des individus provenant de Jabreilles-les-Bordes, dans la Haute-Vienne.

#### d. Formes intermédiaires - Possibilité d'hybridation entre les sous-espèces de A. rufus,

Il est parfois impossible de définir la forme ou la sous-espèce à laquelle appartient un Amon rufus, l'individu présentant un génitalia à caractères composites : rufus A - rufus B ou rufus B - collingei, et dans le Sud-Ouest rufus B - gallicus.

Ces formes intermédiaires, se trouvant précisément dans des zones de contact de deux races, représentent sans doute des cas d'hybridation. Je n'ai pas constaté dans les élevages des accouplements entre individus de races différentes mais dans la nature des hybridations, peut être parfois accidentelles, ont pu se produire. L'hybridation la plus possible doit être celle entre les deux formes A et B, morphologiquement très proches, de la sous-espèce rufus. J'ai observé des populations à caractè-

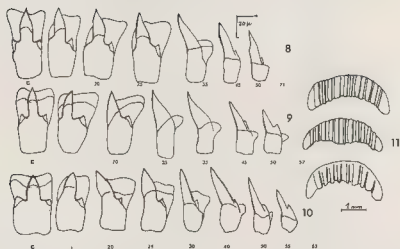


Fig. 8 - Radula de A. rufus rufus forme B, Ugine (Savoie).

Fig. 9 - de A. rufus collingei, Samoens.

Fig. 10 - de A. lusitanicus, Braux (Alpes de Hte-Prov.).

Fig. 11 - mâchoires chez A. rufus collingei de Samoëns.

res mixtes dans des zones de contiguïté des deux formes, par exemple dans les Monts du Jura (fig. 13). Quick (1947) avait même supposé l'hybridation entre Arion ater et A. rufus. De même on pourrait supposer l'interfécondité entre A. rufus et A. lusitanicus. Près de Gap (Htes-Alpes), dans une population comprenant A. rufus et A. lusitanicus, deux individus de chaque espèce présentaient un génita inhabituel (fig. 6 et 7). Je pense cependant, qu'étant donné la morphologie génitale assez différente entre A. rufus, A. ater et A. lusitanicus, l'interfécondité entre ces trois espèces ne peut être que très accidentelle. Je ne suis pas de l'avis de Quick (1960) qui considérerait A. rufus et A. ater comme les deux sous-espèces d'une espèce qu'il nommait A. ater (le terme ater ayant en effet la priorité linnéenne).

#### e. Variations chroniques de Arion rufus dans les Alpes et le Jura.

Les Limaces "rouges" sont connues pour présenter un polychromisme prononcé. De nombreux auteurs ont constaté qu'en altitude les variétés noires ou brun foncé se rencontrent le plus fréquemment, mais seul Albonico (1948) a étudié ce phénomène d'une façon approfondie dans les Alpes suisses. La limite supérieure de Arion rufus dans les Alpes occidentales est de 1500 m, très rarement au-delà (Dumont et Mortillet, 1857 - Payot, 1864 - Mermod, 1930). Dans les Pyrénées, A. rufus et A. lusitanicus atteignent tous deux 2000 m, ce qui permet d'effectuer des observations relativement aisées sur les différentes colorations des animaux rencontrées à chaque altitude. Dans les Alpes

il est difficile de trouver de semblables gradients. Dans la région de Samoëns je n'ai observé, chez *A. rufus collingei*, que des populations assez polychromes (gamme des bruns et des kakis) dans la vallée de Giffre (alt. 635/700 m) et une population monochrome noire à 1000 m au Pont-des-Gets. Je me référerais donc principalement à l'étude d'Albonico en la comparant à mes propres observations effectuées sur le terrain et à mes expériences en laboratoire.

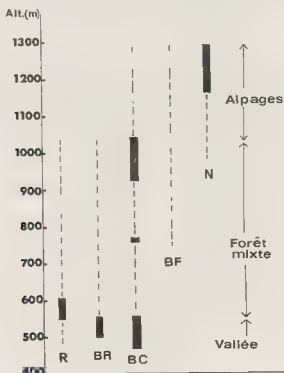


Fig. 12 . - Variation chromique de "*Arion empiricorum*" avec l'altitude dans les Alpes d'Alstätten (Suisse) (adapté d'Albonico, 1948). Coloration des animaux = R : rouge orangé ; BR : brun-rouge ; BC : brun chocolat ; BF : brun foncé ; N : brun-noir et noir.

Albonico avait choisi, dans le N.E. de la Suisse, près d'Alstätten, un axe de relevés (qu'il dénommait "piste") comprenant 10 stations d'observations. Ce transect allait de la plaine du Rhin (alt. 470 m), montait dans l'Ausserwald (forêt mixte de 500 à 920 m), pour aboutir à des alpages jusqu'à 1280 m. Les *Arion* récoltés dans chaque station étaient classés en 6 variétés de coloration : rouge-orangé, brun-rouge, brun chocolat, brun sombre, brun-noir et noir. Les résultats des observations sont figurés dans la fig. 12 du présent travail. On constate que les variétés rouges et brun-rouge se rencontrent dans la forêt, surtout en moyenne altitude, la variété brun chocolat depuis la vallée jusqu'à 1040 m, la variété brun foncé à partir d'environ 700 m jusque dans les alpages ; enfin les variétés brun-noir et noires constituent la quasi-totalité des populations des alpages de 1170 à 1280 m.

Albonico avait entrepris aussi des expériences pour rechercher les facteurs du milieu responsables de ces variations de pigmentation. Il avait disposé dans trois stations, l'une dans la vallée, la seconde en moyenne altitude et la troisième dans les alpages, trois enclos d'élevage renfermant des *Arion* appartenant à trois classes de colorations (orangé, brun et noir) et provenant de sta-



tions caractérisées par des animaux ayant en majorité cette coloration. Albonico porta ses observations sur la descendance des animaux ainsi introduits (coloration, mortalité). Les résultats obtenus pour la coloration, sont assez difficiles à interpréter car les géniteurs devaient être hétérozygotes. Le résultat le plus significatif fut la mortalité constatée dans la station de haute altitude chez les infantiles de couleur claire provenant de parents bruns et orangés : seuls survécurent des individus bruns et brun-noir. De plus la descendance de la variété noire, née dans la station de la vallée, fut de couleur moins sombre que celle des géniteurs.

Albonico procéda également à des élevages où il soumettait, dès leur éclosion des individus de géniteurs de couleur différente à des facteurs variables : température, pression atmosphérique, humidité, nourriture, pH. Les résultats obtenus furent souvent peu probants. Il semble toutefois que la basse température favorise le développement du pigment brun (mélanine). L'expérience avec la pression atmosphérique (= quantité d'oxygène de l'air) est surtout à retenir. Dans des élevages effectués sous une pression de 592 mm, ce qui correspond à une altitude de 2200 m, Albonico constata que seuls les individus de souche noire avaient eu une croissance normale et avaient pris la coloration des parents (et même une coloration plus sombre). Les individus de souche orange et de souche brune avaient eu une croissance très ralentie et n'avaient pas atteint le stade adulte.

Mes observations sur le terrain et mes expériences en laboratoire confirment et complètent les recherches d'Albonico. Dans la nature, j'ai constaté que les variétés brun-foncé et noires correspondent à des biotopes d'altitude. Les facteurs sélectifs vers ces formes sombres pourraient être, dans ce cas, la pression atmosphérique (= quantité d'oxygène de l'air) et la basse température ; mais d'autres facteurs pourraient également provoquer cette sélection : acidité du sol et peut être aussi l'humidité (pluviométrie) de la station. On rencontre, en effet, souvent des individus noirs ou brun-foncé en plaine, dans des régions de landes, de forêt de conifères ou de marais : exemple des landes marécageuses de la Campine, en Belgique (W. Adam, 1960, p. 77) ou celles des Îles Britanniques. Dans les Monts du Jura (calcaires) les versants est, couverts de forêts de feuillus, renferment jusqu'à 1000 m des *A. rufus* rouges tandis que les versants ouest à sapinières (sol acide) renferment des individus bruns, même à 760 m d'alt. (fig. 13). Dans les stations décrites par Albonico, on peut aussi constater que dans la station de la vallée (alt. 470 m), semi-marécageuse et à sol acide (pH = 5,4), tous les *Arion* sont brun chocolat alors que dans la forêt, souvent à sol forestier un peu sec, vivent des variétés plus claires (rouge et brun-rouge) jusqu'à 850 m.

Les variétés rouges et oranges correspondent à des biotopes d'assez faible altitude, à sol non acide et à climat assez sec.

Les expériences d'élevage où variaient la température, le genre de nourriture ou la luminosité n'ont pas donné de résultats significatifs sur des changements de coloration. Des observations physiologiques en revanche peuvent mettre en évidence le rôle biologique de la mélanine et celui de la rufine (pigment rouge). Les *Arion* noirs supportent moins bien la déshydratation que les rouges ; mais ils peuvent se montrer actifs jusqu'à + 5° C, alors que les rouges sont engourdis à cette température. J'ai relevé les vitesses de déshydratation et les temps de résistance pour des individus rouges (à rufine abondante), des individus jaune-pâle et jaune-verdâtre pâle (à rufine peu abondante) et pour un individu brun provenant du Jura suisse (à mélanine abondante et à rufine peu abondante ou seulement présente dans la marge du pied). A une température moyenne de 22° C et une humidité relative moyenne de 64 %, le temps de résistance fut de 120 à 170 h pour les rouges, de 69 à 130 h pour les jaunes et de 76 h pour le brun.

Les conclusions que l'on pourrait tirer de ces diverses recherches sont les suivantes :

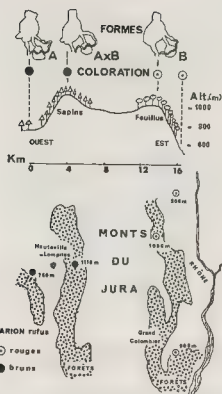


Fig. 13 - Variation chromique et hybridation probable des formes A et B chez Arion rufus rufus dans les Monts du Jura (Ain).

- Les pigments négmentaires des limaces rouges (mélanine et rufine) jouent un rôle physiologique dans la régulation thermique et les échanges respiratoires.

- La mélanine permet à l'animal de résister à des basses températures et de vivre en haute montagne dans un air à oxygène raréfié ; ce pigment pourrait avoir aussi un rôle chimioprotecteur pour l'adaptation aux sols acides.

- La rufine permet la résistance à la chaleur et à la déshydratation.

- La présence de rufine et celle de mélanine sont des caractères génétiques. Le milieu oriente la sélection génétique vers les formes chromiques adaptées aux facteurs externes.

- Le milieu pourrait jouer un rôle secondaire en faisant varier légèrement l'abondance de la mélanine chez les individus qui héréditairement en sont pourvus.

ARION (ARION) LUSITANICUS MABILLE, 1868 (fig. 10, 14).

Arion lusitanicus Pollonera, 1889, fig. 1 - 6, loc. : Portugal ~ Chevallier, 1969, fig. I B, loc. : environs de Paris.

Arion lusitanicus est une espèce indigène dans la péninsule ibérique et en France dans le Sud-Ouest et le Massif Central. Elle a été introduite, surtout dans des zones suburbaines, dans les Îles Britanniques, en Suisse, en Allemagne ainsi que dans le Bassin Parisien.

Je l'ai récoltée dans les Hautes-Alpes à Pont-Sarrazin, près de Gap (avec A. rufus) et dans les Alpes-de-Haute-Provence près de Sisteron, au lieu-dit Les Bons-Enfants. Il m'est impossible de dire si ces stations correspondent à l'aire naturelle de A. lusitanicus.

Toujours dans les Alpes-de-Haute-Provence, un organisme de protection des cultures m'en a communiqué de nombreux individus provenant du village de Braux (alt. 1000 m). Dans cette commune A. lusitanicus occasionne d'amples dégâts aux cultures. L'enquête, menée par J.P. Féraud, conseiller agricole, révèle une forte infestation par ces limaces des cultures céréalières (blé, orge, avoine), des potagers, des plantations de fraises et des champs de betteraves. Les limaces sont également abondantes dans les prairies temporaires, les parcelles de trèfle, les vergers de pommiers et le vignoble. Les murailles et les canaux d'irrigation, nombreux dans cette commune, semblent être un bon refuge pour les populations. Un relevé effectué par Féraud, au début d'octobre 1971, a indiqué une densité de 200 animaux sur 10 m<sup>2</sup> (biomasse d'environ 80 g au m<sup>2</sup>). Cette population comprenait 10 % d'individus juvéniles de 1 à 6 g et 10 % de pré-adultes ou d'adultes ne dépassant pas 11 g et qui pondrent dans la 2ème quinzaine d'octobre. La coloration des animaux était d'un brun-rouge assez homogène. Selon les observations des habitants, ces limaces apparurent en grand nombre dans la commune vers 1966.

J'ai découvert également A. lusitanicus dans deux endroits du Jura suisse, près de Genève : Coinsins (alt. 475 m) et La Colasse, sur le lac de Joux (alt. 1015 m).

Je classe A. lusitanicus dans le sous-genre Arion s.s. et dans le complexe empiricorum. J'avais pensé (Chevallier, 1969), ainsi que Schmid (1970), que A. lusitanicus pouvait être rapproché des Mesarion étant donnée la forme de son oviducte. L'examen de ses organes génitaux déva-  
ginés (fig. 14), de sa radula (fig. 10) et de sa morphologie générale montre, au contraire, que A. lusitanicus est une espèce voisine de A. rufus - A. ater.

## 2. SOUS-GENRE MESARION HESSE, 1926.

ARION (MESARION) SUBFUSCUS (DRAPARNAUD, 1805) : fig. 15 à 19.

Arion subfuscus Germain, 1930, fig. 20 - Chevallier, 1970, fig. 15 (génitalia) et 26 (animal).

D'après la littérature et mes récoltes, A. subfuscus se trouve dans les Alpes françaises en Haute-Savoie, Isère, Savoie et dans les Hautes-Alpes. Dans les Alpes suisses cette espèce atteint une haute altitude : 2800 m (Memrod, 1930). Elle se retrouve dans les Alpes du Piémont (Lesona, 1881). Girod m'a communiqué cette espèce de plusieurs stations de la Lombardie (1).

a. Formes anatomiques - La taxonomie des Mesarion européens reste obscure. Les appareils génitaux figurés dans la littérature montrent une variabilité. Smroth (1885) a distingué un Arion brunneus qui pourrait correspondre, selon lui, soit à une sous-espèce nordique de A. subfuscus,

---

(1) Les Arionidae récoltés par Girod dans les Alpes italiennes de 1967 à 1969 comprenaient : A. rufus rufus POLL. (dans une seule station : Erba, Callerane, Como), A. subfuscus (DRAP., dont ma forme C à Piazza-Torre, Monte Torcola, alt. 1500/1600 m et A. circumscriptus JONST. (s.l.) à Intelvi (Como).

soit à une variation locale. Je n'ai pas trouvé en France cette forme anatomique. Dans un travail récent, Grossu (1970) a distingué aussi, en Roumanie, un Arion brunneus (sic) mais qui ne me paraît pas être celui de Simroth. Dans mes spécimens alpins j'ai trouvé trois formes anatomiques que j'appelle : A, B et C (fig. 16 à 20). Les caractères distinctifs de leurs génitalia (avec en comparaison ceux de A. brunneus SIMROTH) sont indiqués dans le tableau C ; les caractères morphologiques de la radula sont donnés dans le tableau D et illustrés par les fig. 19 et 20.

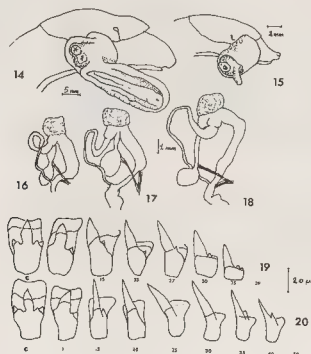


Fig. 14 - Organes génitaux dévaginés de Arion lusitanicus, col de Coupe (Htes-Pyrénées).

Fig. 15 - de A. subfuscus (var. nigricans), col de Joux-Plane (près de Samoëns)

Fig. 16 - A. subfuscus forme A, Samoëns (Hte-Savoie).

Fig. 17 - A. subfuscus forme B, St Hilaire-du-Touvet (Isère).

Fig. 18 - A. subfuscus forme C, Ponts-des-Gets (Hte-Savoie).

Fig. 19 - Radula de A. subfuscus forme A, Samoëns.

Fig. 20 - de A. subfuscus forme C, Pont-des-Gets.

b. Polychromisme. - Chez les Mesarion, la plupart des individus présentent une ornementation polychrome ce qui ne permet pas d'établir aisément des relations entre la pigmentation et le milieu comme c'est le cas chez les Arion s.s. .

Il semble toutefois qu'une sélection vers les variétés sombres s'opère parfois avec l'altitude. La variété brun foncé de A. subfuscus est appelée par de nombreux auteurs brunnea ; je lui préfère le nom de nigricans, choisi par Pollonera (1887, p. 14), pour éviter la confusion avec Arion brunneus SIMROTH. Simroth déclarait, en effet, que son A. brunneus (= flavus) devait être distingué des formes brunes de A. subfuscus "dont la coloration est due à l'action du froid".

Arion nivalis KOCH, du Tyrol, doit correspondre à cette variété nigricans de A. subfuscus. Altena (1963), après avoir examiné les syntypes de cette espèce et des spécimens provenant de la localité-type, concluait : "A. nivalis est une forme plus ou moins foncée de A. subfuscus qui habite la haute montagne".

| Forme  | Origine  | Oviducte                  | Canal du R.S              | Insertion du muscle du R.S.                                | Insertion du muscle de l'oviducte |
|--|--|---------------------------|---------------------------|--|-----------------------------------|
| A<br>(= <u>A. subfuscus</u> GERMAIN<br>= <u>A. brunneus</u> GROSSU ?)  | Samoëns<br>(Hte-Savoie)<br>fig. 16             | moyen<br>ou<br>assez long | moyen<br>ou<br>assez long | sur le canal, à la base<br>de la poche, ou sur<br>la poche | à la base de l'oviducte<br>élargi |
| B  | St-Hilaire-<br>du Touvet<br>(Isère)<br>fig. 17 | moyen                     | court                     | id   | id                                |
| C<br>(= <u>A. subfuscus</u> GROSSU ? -<br>= <u>A. breuerei</u> POLL ?) | Pont-des-Gets<br>(Hte-Savoie)<br>fig. 18       | long                      | long                      | sur le canal, à la base<br>de la poche                     | id                                |
| <u>A. brunneus</u><br>SIMROTH  | Allemagne                                      | long                      | moyen                     | sur le canal   | à la moitié de l'oviducte         |

Tabl. C - Caractères morphologiques de l'appareil génital pour différentes formes de Arion subfuscus.

| Forme  | 15ème et 20ème dents    | 25ème et 35ème dents    | Total de dents par demi-mangée        |
|--------|-------------------------|-------------------------|---------------------------------------|
| A et B | non aiguës et cuspidées | non aiguës et cuspidées | forme A : 37 à 44<br>forme B : 39, 48 |
| C      | aiguës et cuspidées     | aiguës et non cuspidées | 50                                    |

Tabl. D - Caractères morphologiques de la radula pour les différentes formes de Arion subfuscus.

J'ai récolté A. subfuscus var. nigricans dans la région de Samoëns : à 1000 m au Pont-des-Gets (= forme C), à 1843 m au col de la Pierre-Carrée (= forme A ou A x C) et à 1700 - 1713 m au col de Joux-Plane. J'ai aussi récolté, dans la haute vallée de l'Isère, à 1500 m, un A. subfuscus orné dorsalement de punctuations. Cette variété avait été citée par Dumont et Mortillet (1852, 1857) sous le nom Arion cinctus var. atr punctata (Mont-Saxonnet, 1000 m).

3. SOUS-GENRE KOBELTIA SEIBERT, 1873.

ARION (KOBELTIA) HORTENSIS FERUSSAC, 1819.

Arion hortensis FERUSSAC, 1819, pl. 2, fig. 4-6 (animal). - Chevallier, 1970, fig. 16 (génitalia) et 37 (animal).

- Variété alpicola FERUSSAC, 1821.

Arion hortensis, var. B alpicola FERUSSAC, 1821, p. 18, pl. 8 A, fig. 2-4 (animal) (figure reproduite par Bourguignat, 1864, pl. 7, fig. 9 et 11).

La littérature et mes récoltes indiquent la présence de cette espèce en Haute-Savoie, Savoie, Isère, Drôme et à Savines-le-Lac dans les Hautes-Alpes.

On trouve dans les parties basses des variétés chromiques typiques ou proches de la coloration type (corps noir, sole orange) et en altitude la variété alpicola : corps roussâtre, bandes grises, sole jaunâtre. J'ai récolté cette variété à la station Les Carroz (jusqu'à 1750 m d'alt.).

4. SOUS-GENRE CARINARION HESSE, 1926.

ARION (CARINARION) CIRCUMSCRIPTUS JOHNSTON, 1829.

Arion Dupuyanus BOURGUIGNAT, 1864, pl. 1, fig. 1-4 (animal infantile) + fig. 10 (animal adulte = "A. hortensis, var. grisea"), loc. : Grande-Chartreuse - A. circumscriptus, Germain, 1930, fig. 24 (génitalia).

A. circumscriptus est, lui aussi, une espèce anatomiquement polymorphe. Pollonera (1887, 1889) a figuré les génitalia de trois Carinarion du Piémont qu'il appelait A. bourguignati (1887, fig. 24), A. subcarinatus (1887, fig. 27) et A. ambiguus (1889, fig. 19),

Les Carinarion que j'ai récoltés dans les Alpes et le Jura français ont été rapportés par H. Waldén à deux formes : circumscriptus s.s. et silvaticus, formes que certains auteurs modernes élèvent au rang d'espèces.



Fig. 21 - Arion circumscriptus silvaticus, Samoens (Hte-Savoie).

Fig. 22 - A. circumscriptus circumscriptus, les Carroz (Hte-Savoie).

a. Arion circumscriptus circumscriptus (fig. 22).

Arion circumscriptus, var. armoricana, LOHMANDER, 1937, fig. 6-9 (génitalia), loc. Suède - A. circumscriptus, Chevallier, 1970, fig. 14 (animal), loc. : Bretagne.

A. circumscriptus s.s. est surtout caractérisé par son ornementation externe. L'animal est grisâtre, son dos et son bouclier sont ponctués de taches ou d'une réticulation gris-foncé, ses bandes latérales sont d'un gris foncé allant en se dégradant vers la marge du pied. Le génitalia présente un épiphallus souvent pigmenté et un canal du réceptacle séminal court.

Cette forme occupe en France les régions de plaine : Bassin Parisien, Bretagne, Loire. Dans les Alpes elle semble moins fréquente que la forme silvaticus : Les Carroz (Hte-Savoie), 1120m.

b. Arion circumscriptus silvaticus LOHMANDER, 1937 : fig. 21.

A. circumscriptus, var. silvatica LOHMANDER, 1937, fig. 10 et 11 (génitalia), loc. : Suède.

Chez cette forme, l'animal est de couleur brunâtre ; les ponctuations dorsales ne sont pas nettes ; les bandes sont brun-noirâtre délimitées nettement par une bande inférieure blanchâtre. L'épiphallus est souvent non pigmenté. Arion ambiguus POLL. du Piémont doit correspondre à cette forme.

Cette forme a été déterminée avec sûreté à Crançot (Jura), Samoëns et ses environs (Hte-Savoie), Valloire et près de Pralognan (Savoie).

A. circumscriptus (sensu lato) se trouve aussi en Isère et dans les Hautes-Alpes (Savines-le-Lac et col Bayard). Altitude maximale = 2100 m au Lac-de-Tignes (Savoie).

##### 5. SOUS-GENRE MICROARION HESSE, 1926.

ARION (MICROARION) INTERMEDIUS NORMAND, 1852.

Arion intermedius Germain, 1930, fig. 23 (génitalia) - Chevallier, 1970, fig. 19 (génitalia et animal) - ? Arion alpinus Pollonera, 1887, fig. 25, 26 (génitalia) - 1889, fig. 13 et 14 (animal) et 15 (limacelle).

Je n'ai récolté A. intermedius que dans deux stations de basse altitude : Fontaine, près de Grenoble, et Thonon-les-Bains sur le Léman. Mermod (1930) n'a pas décrit cette espèce en Suisse. Il semble donc que A. intermedius manque dans les régions montagneuses des Alpes franco-suisse. Pollonera (supra cit.) a décrit un Arion alpinus des Alpes du Piémont et de la Lombardie qui me paraît bien être un Microarion de variété brune. Pollonera le classait dans les Kobeltia, ainsi que Germain (1930, p. 79) qui voyait en lui peut-être A. hortensis alpicola. D'après les figures de Pollonera A. alpinus a un génitalia à oviducte court, une marge du pied jaune vif et une "limacelle". Tous ces caractères peuvent se trouver chez les Microarion. J'ai signalé (Chevallier, 1970, p. 382) que chez A. intermedius les concrétions calcaires sous le bouclier peuvent constituer ce que j'ai appelé une "pseudo-limacelle".



## BIBLIOGRAPHIE

- ABELOSS M. (1944) - Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés. Bull. biol. Fr. Belg., Lille, vol. 78, p. 215-256.
- ADAM W. (1960) - Faune de Belgique. Mollusques, T. 1 : Mollusques terrestres et dulcicoles. Patr. Inst. roy. Sci. nat. Belg., Bruxelles, 402 p., 4 pl.
- ALBONICO R. (1948) - Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, Arion empiricorum Fér., und deren Abhängigkeit von der Umweltbedingungen. Rev. Suisse Zool. Genève, vol. 55, p. 347-425.
- ALTENA C.O. Van R. (1963) - Notes sur les Limaces. 8 : Sur l'état de deux espèces nominales du genre Arion. Basteria, Leyde, vol. 27, p. 1-6.
- BOETTIGER C. R. (1949) - Zur Kenntnis der grossen Wegschnecken (Arion s. str.) Deutschlands. Arch. Moll. Francfort, vol. 78, p. 169-186.
- BOURGUIGNAT J. R. (1864) - Malacologie de la Grande-Chartreuse. Savy édit., Paris. 103 p., 8 pl.
- CHEVALLIER H. (1969) - Taxonomie et biologie des grands Arion de France (Pulmonata : Arionidae). Malacologia, Ann Arbor, vol. 9, p. 73-78.
- CHEVALLIER (1970) - Les Limaces de Bretagne. Penn ar Bed, Brest, vol. 7, n° 62, p. 370-389.
- COLLINGE W.E. (1897) - Some observations on certain species of Arion. J. of Malac., Londres et Berlin, vol. 6, p. 7-10, pl. 2.
- DUMONT F. et MORTILLET G. (1857) - Catalogue critique et malacostatique des Mollusques terrestres et d'eau douce de la Savoie et du Bassin du Léman. 104 p., Genève, extrait du Bull. Inst. Nat. Genève, Genève, vol. 4 (1856), p. 310-361 et vol. 5 (1857), p. 47-99.
- ELLIS A.E. (1965 a) - Arion lusitanicus Mabilie in Cornwall. J. of Conch., vol. 25, p. 285-287.
- ELLIS A.E. (1965 b) - Arion lusitanicus Mabilie in Devon. Ibid., p. 345-347.
- FERUSSAC A. d'Audebard de (1819-1821) - Histoire Naturelle des Pulmonés sans opercule (1819 - Tableau systématique de la famille des Limaces (1821). (Extrait de l'"Histoire Naturelle des Mollusques"...), Arthus-Bertrand édit., Paris, pl. 1 à 8).
- GERMAIN L. (1930) - Faune de France, 21 : Mollusques terrestres et fluviatiles (1ère partie), Lechevalier édit., Paris, 477 + 8 p., 13 pl.
- GROSSU A. (1970) - Revizuirea specilor genului Arion Férussac din România (Gastropoda, Arionidae). Soc. Stiinta Biol. Republ. Soc. Rom. (Zool.), Bucarest, p. 61-74.
- LESSONA M. (1881) - Sugli Arion del Piemonte. Atti Accad. Sc. Torino, vol. 16, p. 185-197, 1 pl.
- LOHMANDER H. (1937) - Über die nordischen Formen von Arion circumscriptus Johnston. Acta Soc. Fauna Flora Fennica, vol. 60, p. 90-112.

- MERMOD G. (et PIAGET J.) (1930) - Catalogue des Invertébrés de la Suisse, Castéropodes. Mus. Hist. nat., Genève, fasc. 18, 583 p.
- PAYOT V. (1864) - Erpétologie, Malacologie et Paléontologie des environs du Mont-Blanc. de Barret édité., Lyon (publié dans Ann. Soc. Agr. Hist. Nat. Arts utiles Lyon), 68 p.
- POLLONERA C. (1887) - Specie nuove a mai conosciute di Arion europei. Atti Accad. Sc. Torino, vol. 22, p. 290-313, pl. 3.
- POLLONERA (1889) - Nuove contribuzioni allo Studio degli Arion europei. Ibid., vol. 24, p. 623-640, pl. 9.
- QUICK H.E. (1947) - Arion ater (L.) and Arion rufus (L.) in Britain and their Specific Differences. J. of Conch., vol. 22, p. 249-261.
- QUICK (1960) - British Slugs (Pulmonata : Testacellidae, Arionidae, Limacidae). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., Londres, vol. 6, p. 103-226, 2 pl.
- SCHMID G. (1970) - Arion lusitanicus in Deutschland. Arch. Moll., Francfort, vol. 100, p. 95-102.
- SIMROTH H. (1885) - Versucheiner Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Versandten. Zeitschr. wiss. Zool. Leipzig, vol. 42, p. 203-366, pl. 7-11.



# TABLE DES MATIERES

|   |    |
|---|----|
| 1. SOUS-GENRE <u>ARION</u> S.S. GERMAIN, 1930 = <u>LOCHEA</u> (MOQUIN-TANDON, 1845, HESSE, 1926, <u>ARION (ARION) RUFUS</u> (LINNE, 1758) POLLONERA, 1889 ..... | 8  |
| a. <u>Arion rufus rufus</u> POLLONERA, forme A (fig. 3) .....   | 8  |
| b. <u>Arion rufus rufus</u> POLLONERA, forme B (fig. 4, 5, 8) .....   | 9  |
| c. <u>Arion rufus collingei</u> COLLINGE, 1897 (émend.) (fig. 1, 2, 5, 9, 11) .....   | 9  |
| d. <u>Formes intermédiaires - Possibilité d'hybridation entre les sous-espèces de A. rufus</u> .....  | 11 |
| e. <u>Variations chromiques de Arion rufus dans les Alpes et le Jura</u> .....  | 12 |
| <u>ARION (ARION) LUSITANICUS</u> MABILLE, 1868 (fig. 10-14) .....   | 15 |
| 2. SOUS-GENRE <u>MESARION</u> HESSE, 1926<br><u>ARION (MESARION) SUBFUSCUS</u> (DRAPARNAUD, 1805) : (fig. 15 à 19) .....  | 16 |
| a. <u>Formes anatomiques</u> .....  | 16 |
| b. <u>Polychromisme</u> .....   | 17 |
| 3. SOUS-GENRE <u>KOBELTIA</u> SIEBERT, 1873.<br><u>ARION (KOBELTIA) HORTENSIS</u> FERUSSAC, 1819 .....  | 19 |
| 4. SOUS-GENRE <u>CARINARION</u> HESSE, 1926.<br><u>ARION (CARINARION) CIRCUMSCRIPTUS</u> JOHNSTON, 1829 .....   | 19 |
| a. <u>Arion circumscriptus circumscriptus</u> (fig. 22) .....   | 20 |
| b. <u>Arion circumscriptus sylvaticus</u> LOHMANDER, 1937, fig. 21 .....  | 20 |
| 5. SOUS-GENRE <u>MICROARION</u> HESSE, 1926<br><u>ARION (MICROARION) INTERMEDIUS</u> NORMAND, 1852 .....  | 20 |
| Bibliographie .....   | 21 |



LES MOLLUSQUES LACUSTRES DES COUCHES SEDIMENTAIRES POST-  
WURMIENNES DU LAC DE LEDRO

par A. GIROD\*

Résumé :

La stratigraphie étudiée du Lac de Ledro se trouve dans la zone dite de "bonifica", près du village de Molina. Les couches sédimentaires lacustres sont postwürmiennes ; les niveaux supérieurs sont évalués aux environs de 950 ap. J.C. ; les niveaux profonds aux environs de 1360 av. J.C.. La malacofaune d'eau douce dans la stratigraphie n'a que de modestes variations de composition. Les espèces qui dominent sont toujours *Bithynia tentaculata* et *Valvata piscinalis* ; les autres, avec des pourcentages très réduits, sont présentes de façon discontinue. D'après les malacocénoses des différents niveaux on ne relève aucune évolution eutrope de l'écosystème, même si le lac a pu connaître des périodes avec des niveaux d'eau assez variables, comme le laisseraient penser les couches de "gyttia" et de tourbe qui alternent dans la stratigraphie. Nous n'avons toutefois aucune preuve d'une véritable succession écologique, telle qu'on la trouve dans d'autres bassins lacustres, par exemple dans celui de Polada.

Les différences les plus marquées se vérifient entre la malacofaune fossile et celle actuelle ; en effet dans le Lac de Ledro on relève beaucoup d'espèces s'étalant sur le dernier millénaire. Parmi celle-ci *Pyrghula annulata* est un élément caractéristique et l'A. en résume la diffusion en Italie.

Riassunto :

La stratigrafia studiata del Lago di Ledro è situata nelle cosiddetta zona di "bonifica", vicino al villaggio di Molina. I sedimenti lacustri sono post-würmiani ; i livelli alti sono databili all'incirca al 950 d. C. ; quelli più fondi al 2000 ca. a. C. La malacofauna d'acqua dolce non mostra delle grandi variazioni nella propria composizione. Gli elementi dominanti sono sempre *Bithynia tentaculata* e *Valvata piscinalis*, gli altri, con frequenze percentuali assai modeste, sono presenti in modo discontinuo. Dalle malacocenosi dei differenti livelli non si nota una evoluzione trofica nell'ecosistema, benché il lago abbia potuto conoscere dei periodi con livelli d'invaso più o meno alti come si potrebbe dedurre dai molti strati di "gyttia" e torba presenti nella stratigrafia. Non si ha comunque alcuna prova di una vera successione ecologica quale si può invece rinvenire in stratigrafie di altri bacini lacustri, ad esempio in quello di Polada. Le differenze più grandi si trovano tra la malacofauna fossile e quella attuale. Si può infatti notare che nel Lago di Ledro molte specie sono giunte a cavallo dell'ultimo millennio. Tra queste *Pyrghula annulata*, di cui l'A. riassume l'attuale diffusione in Italia.

° ° °

\* Via Savona 94/A, 20144 - Milano, Italia.

## I. HISTOIRE DU LAC DE LEDRO.

Pour toute la partie géomorphologique de la Vallée de Ledro, je renvoie aux travaux qui déjà existent à ce sujet (Cozzaglio, 1923 ; Sacco, 1935 ; Cadrobbi, 1961). Les vicissitudes quaternaires du Lac de Ledro ont été déjà suffisamment décrites par Ferrari (1958) et par Ferrari et Tomasi (1969). Il s'agit d'un bassin né du barrage de la moraine latérale au glacier würmien du Garda.

Le lac se trouve à une altitude de 654 m et ses dimensions actuelles sont (Tomasi, 1962) :

|                           |           |                          |            |
|---------------------------|-----------|--------------------------|------------|
| surface en m <sup>2</sup> | 2 177 000 | volume en m <sup>3</sup> | 75 775 000 |
| longueur en m             | 2 830     | largeur en m             | 770        |
| profondeur maximum en m   | 48        | profondeur moyenne en m  | 35         |

L'histoire récente du Lac de Ledro doit être traitée in extenso et elle nous aidera à mieux comprendre la partie faunistique (3-4). Avant 1928 le lac était un bassin naturel ayant pour déversoir le torrent Ponale. En 1928 une galerie à pression fut creusée à 25 m de profondeur ; elle continuait par une conduite forcée qui amenait les eaux de Ledro à une centrale hydroélectrique placée le long du Lac de Garda. Le déversoir naturel fut ainsi privé de sa fonction et le bassin se changea en lac-déversoir, avec des oscillations du niveau de 20 m même au-dessous de sa surface normale (Tonolli, 1956). Pendant le premier abaissement d'environ 7 m, qui fut constaté en 1929, l'on découvrit les résidus du pilotes de Molina ; pendant l'automne-hiver de 1936-37, on constata un deuxième grand abaissement, d'environ 18 m, et l'on put effectuer les premières fouilles préhistoriques (Dalla Fior, 1940). En 1949 commença une autre période de changement du bassin lacustre et la conduite forcée fut utilisée, outre que comme déversement vers la centrale hydroélectrique, aussi comme tuyauterie pour pomper de l'eau des niveaux supérieurs du Lac de Garda.

## 2. LA STRATIGRAPHIE.

Les fouilles ont été faites le 30 mai 1967, peu au Nord du village de Molina, dans une partie du lac abritée, mieux connue par les étudiants de préhistoire comme siège d'une "bonifica" jugée préhistorique (Cornaggia-Castiglioni, 1955). M. le Professeur O. Cornaggia, E. Pezzoli et G. Callegari m'ont donné leur aide pour dégager, transporter et manipuler le matériel. Au-dessous de la tourbe récente un peu terreuse, riche en Sphagnum et Phragmites (niveau 1) qui s'étendent le long des bords du lac jusqu'à la "bonifica", se trouvent les niveaux suivants :

|          |   |  |
|----------|---|--|
| niveau 2 | : | épaisseur 15 cm ; limon blanchâtre assez argileux.       |
| " 3      | : | " 2 cm ; tourbe.   |
| " 4      | : | " 20 cm ; craie lacustre avec des débris végétaux.       |
| " 5      | : | " 15 cm ; tourbe fibreuse noire avec <u>Sphagnum</u>     |
| " 6      | : | " 13 cm ; craie lacustre avec débris végétaux très fins. |
| " 7      | : | " 20 cm ; craie lacustre beige légèrement varvée         |
| " 8      | : | " 1 cm ; tourbe  |
| " 9      | : | " 24 cm ; limon blanchâtre assez argileux                |
| " 10     | : | " 20 cm ; craie lacustre beige.                          |
| " 11     | : | " 10 cm ; tourbe fibreuse foncée avec <u>Sphagnum</u>    |
| " 12     | : | " 110 cm ; "gyttia" noire avec des alternances de bois.  |
| " 13     | : | " inconnue ; craie lacustre.                             |

En résumé, nous pouvons de toute façon réunir ces niveaux en cinq groupes principaux, formés, en procédant de haut en bas, de : tourbe récente (niveau 1), limon et craie lacustre (du niv. 2

au niv. 4) ; tourbe fibreuse (niv. 5) ; de nouveau, alternance de craie et de limon (du niv. 6 au niv. 10) ; tourbe foncée et gyttia (niv. 11 et 12). Les deux tout petits niveaux de tourbe niv. 3 et 8 sont en effet de moindre importance. Il est difficile de trouver une corrélation entre les niveaux de ces fouilles et ceux des stratigraphies plus connues, préhistoriques et polliniques, étudiées à Molina. Les modalités de sédimentation sont très différentes : près du réservoir du Ponale manquent certains niveaux avec tourbe à cause du ruisseau qui a empêché les formations étendues de bancs de mousses et de Phragmites : à Molina, en outre, dans les niveaux supérieurs, on constate une plus forte accumulation de matériel organique riche en détritiques et débris de bois ; pour terminer, dans l'anse abritée, sans courant, de notre "bonifica", les niveaux de limon et argile lacustre sont en général plus épais. Ne pouvant pas utiliser les stratigraphies de Battaglia (1943) ou celles de Dalla Fior (cit.), il faut se reporter aux datations faites avec le Carbone 14. Une datation initiale concerne le niv. 1 de tourbe où l'on trouva des systèmes de pieux arrangés en plancher. Ils furent datés de 950 ap. J.C. (Alessio et al., 1968). Les niveaux inférieurs sont donc nécessairement plus anciens. Une autre donnée chronologique concerne un niveau avec charbons du pilotis de Molina ; il s'agirait du niv. 3 d'après les fouilles de Battaglia (cit.), placé dans la stratigraphie au-dessous d'une couche ayant des fonctions de plate-forme. La profondeur est d'environ 1 m au-dessous du niveau moyen du lac et correspond d'une manière approximative à notre niv. 6. Il est rapportable à 1360  $\pm$  50 av. J.C. (Alessio et al., 1964). La stratigraphie examinée, du moins jusqu'à ce niveau, couvrirait en principe une période de 2350 ans environ. A ceux-ci il faudrait encore ajouter 950 ans pour arriver aux sédiments avec une faune actuelle.

### 3. LA MALACOFaUNE FOSSILE.

La faune des mollusques dulçaquicoles était présente seulement dans les niveaux avec limon et craie. Elle n'a pas été trouvée dans les niveaux récents et fossiles avec tourbe. Les données concernent donc les niv. 2, 4, 6, 7, 9 et 10. Les échantillonnages initial et final ne sont pas proportionnels à l'épaisseur de chaque niveau ; les fréquences par classes et en pourcentage ont, par conséquent, seulement une valeur indicative. Avec cette juste réserve, on peut interpréter la fig. 1 et le tabl. 1. A l'examen de la fig. 1, on remarque avant tout qu'il est difficile d'établir une succession écologique ; presque toutes les espèces sont toujours présentes le long de la coupe, même s'il y a parfois des variations quantitatives. Dans l'ensemble les espèces les plus fréquentes dans les couches inférieures, sont aussi très bien représentées dans celles supérieures, comme c'est le cas pour Bithynia tentaculata (L.) (1), de Valvata piscinalis (MULLER) et de Pisidium nitidum JENYNS. D'autres espèces, comme Segmentina nitida (MULLER), Viviparus connectus (MILLET), Anodonta sp., Pisidium corneum (L.), P. conventus (CLESSIN), P. milium (HELD) et P. subtruncatum (MALM) sont partout assez rares et dans certains niveaux momentanément absentes. Limnaea auricularia (L.) augmente beaucoup dans les niv. 9 et 7, mais elle retourne dans une enceinte plus étroite dans les couches moins anciennes. Limnaea palustris (L.) n'a été trouvée que dans le niveau 10 en concomitance du pourcentage le plus élevé que V. connectus ait dans les sédiments. On peut remarquer un certain progrès aussi dans le cas de Amniger crista (L.), qui atteint des fréquences élevées dans les niv. 6, 4 et 2. Ancylus lacustris (L.) est toujours rare dans la stratigraphie ancienne et il disparaît dans les couches récentes.

Les pourcentages (tabl. 1) nous confirment que les espèces qui dominent sont seulement au nombre de trois : V. piscinalis, B. tentaculata et Pisidium nitidum. Ce sont des espèces qui vivent dans les eaux vaseuses, riches en matières organiques. Cette abondance de très peu d'espèces, vivant

(1) Dans les calculs des fréquences pour cette espèce on n'a jamais tenu compte des opercules, d'ailleurs toujours nombreux.



# Légende de la Fig. 1



Tourbe récente avec Sphagnum et Phragmites



Limon blanchâtre assez argileux



Tourbe



Craie lacustre avec débris végétaux



Tourbe fibreuse noire



Craie lacustre beige



"Gyttia" noire



<6



6-30

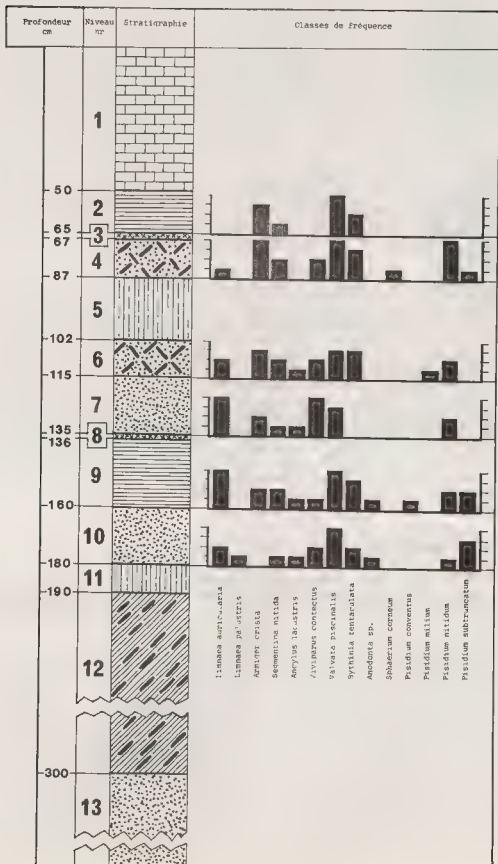


31-100



>100

Valeurs des classes de fréquence  
en numéros d'individus



| GASTROPODA                                 | Fossiles    |            |            |            |            |            | Récents |
|--|-------------|------------|------------|------------|------------|------------|---------|
|  | niv 10<br>% | niv 9<br>% | niv 7<br>% | niv 6<br>% | niv 4<br>% | niv 2<br>% |         |
| <i>Limnaea (Radix) cariciaria</i> (L.)     | 1,5         | 19         | 41         | 3          | 0,5        | —          | < 0,3   |
| <i>Limnaea (Stagnicola) palustris</i> (L.) | ( 0,5       | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,3   |
| <i>Limnaea (Galba) truncatula</i> (MÜLLER) | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,3   |
| <i>Planorbis planorbis</i> (L.)            | —           | —          | —          | —          | —          | —          | 2       |
| <i>Cyrtulus albus</i> MÜLLER               | —           | —          | —          | —          | —          | —          | 15      |
| <i>Armenia crassa</i> (L.)                 | —           | 2          | 5          | 27         | 17         | 8,5        | < 0,3   |
| <i>Succinea nitida</i> (MÜLLER)            | ( 0,5       | 0,8        | ( 0,5      | 2,5        | 0,5        | ( 0,5      | < 0,3   |
| <i>Ancylus lacustris</i> (L.)              | ( 0,5       | —          | 0,9        | ( 0,5      | —          | —          | —       |
| <i>Valpernia contracta</i> (MILLET)        | 2           | 0,7        | —          | 2,5        | 0,5        | —          | < 0,3   |
| <i>Valvata piscinalis</i> (MÜLLER)         | 86          | 67         | 33         | 30         | 67         | 88         | 56      |
| <i>Bithynia tentaculata</i> (L.)           | 3           | 5          | 12         | 28         | 4,5        | 3          | 21      |
| <i>Pyrgula antea</i> (L.)                  | —           | —          | —          | —          | —          | —          | 0,7     |
| <b>BIVALVIA</b>                            |             |            |            |            |            |            |         |
| <i>Anodonta</i> sp.                        | * (1)       | *          | —          | —          | —          | —          | *       |
| <i>Isotherium contracta</i> (L.)           | —           | —          | —          | —          | 0,5        | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium casertanum</i> (POLI)          | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium casertanum</i> CLESSIN         | —           | (0,5       | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium hibernicum</i> WEST            | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium tillyburgii</i> CLESSIN        | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium multum</i> HELD                | —           | —          | —          | ( 0,5      | —          | —          | 1       |
| <i>Pisidium nitidum</i> JENYNS             | ( 0,5       | 2          | 8          | 6          | 10         | —          | 2       |
| <i>Pisidium obsoletum</i> FEIFF.           | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium pulchellum</i> JENYNS          | —           | —          | —          | —          | —          | —          | < 0,5   |
| <i>Pisidium subterraneum</i> HALM          | 5           | 3          | —          | —          | ( 0,5      | —          | 0,7     |

\* (1) seulement des débris

Tabl. 1 - Tableau des espèces.

tes en outre sur le fond, au détriment de Pulmonés tels que *Planorbis planorbis* (L.), *Pl. carinatus* MÜLLER, *Planorbis carinatus* (L.) des *Physidae* et *Limnaeidae* en général, c'est-à-dire des espèces fréquentes sur la végétation immergée des Phanérogames, nous laisse douteux à propos de l'évolution tropique du milieu. La production primaire serait fondée sur une flore de fond avec prédominance d'algues et quelques éléments de *Fontinalis*, comme cela arrive encore aujourd'hui. Il ne faut en outre pas oublier l'apport de feuillage, de rameaux et débris provenant des bois environnants et qui auraient pu s'accumuler dans ce coin abrité du lac.

#### 4. LA MALACOFaUNE ACTUELLE.

Envisageant la malacofaune actuelle, nous remarquons avant tout la présence nouvelle de *Planorbis planorbis*, de *Cyrtulus albus* MÜLLER et de beaucoup d'espèces de *Pisidium* (1). Leur arrivée dans le Lac de Ledro dans des temps historiques (on a vu que la tourbe du niv. 1 de la "bonifica" est de 950 ap. J.C.) est susceptible d'être rapportée à une évolution naturelle de l'écosystème dans lequel se développèrent certaines conditions favorables à ces espèces ; ou bien on pourrait l'attribuer aux transports passifs, comme cela arrive souvent pour les Mollusques dulçaquicoles, qui auraient accéléré une normale maturation du milieu. *C. albus* en particulier connaît une surprenante augmentation démographique et les fréquences du tabl. 1 l'indiquent avec 15 %, tout de suite après *V. piscinalis* et *B. tentaculata* toujours très abondantes. *Limnaea palustris* (L.) reparaît, mais très rare et surtout limitée aux bords du lac où il y a des formations végétales avec *Phragmites* ; cette espèce est ici accompagnée par *V. contracta*. Il s'agit donc d'une malacocénose réduite, la même que l'on retrouve dans le petit lac d'Ampola à la partie opposée de la Vallée de Ledro et qui dans les premiers temps postwurmiens formait avec le Lac de Ledro un seul grand bassin lacustre. A présent, le Lac d'Ampola est tout à fait en voie d'épuisement.

- (1) La détermination des Pisidies est due, comme d'habitude, à la collaboration amicale et aimable de M. G. J. G. Kuiper de Paris qui pour les espèces actuelles a pu se servir des récoltes faites par G. Gittenberg de Leiden le 22.4.1961, outre aux miennes du 2.5.1965 et 30.5.1966.

Une autre espèce qui paraît soudain parmi la malacofaune actuelle est Pyrgula annulata (L.), à propos de la distribution italienne de laquelle on dispose d'une vaste bibliographie. Beaucoup d'auteurs du XIX<sup>e</sup> siècle nomment cette espèce dans les lacs voisins de Garda et d'Ildro (De Betta & Martinati, 1855 ; Gredler, 1859 ; Massalongo, 1860 ; De Betta, 1870 ; Clessin, 1887 ; Riezler, 1929) ; en outre dans les lacs d'Iseo et d'Endine (Spinelli, 1851 et 1856 ; Bettoni, 1884 ; Westerlund, 1886 ; Alzona & Bisacchi, 1940). Dans le Lac d'Endine j'avais moi-même ramassé plusieurs exemplaires vivants en 1961. P. annulata est également signalée dans les systèmes hydriques de la plaine de Mantoua et Bergamo (Porro, 1846 ; De Betta, 1870).

D'après mes recherches, P. annulata atteindrait à l'Ouest dans sa distribution italienne le système hydrique de l'Oglio. Pendant quatre-vingts ans de recherches conduites par tant d'auteurs sur la malacofaune de la Lombardie et du Trentin (ex Sud Tyrol), cette espèce, très carénée et d'assez facile identification, ne fut jamais collectée dans le Lac de Ledro. Aux vicissitudes historiques du lac et surtout à celles de 1949 (cf. point 1), nous attribuons la venue de P. annulata du Lac de Garda.

Par ordre chronologique, celle-ci reste la signalisation la plus récente de la colonisation des lacs du Trentin par ce Prosobianche. Une étude qu'il ne faut pas oublier a été développée par Piersanti (1931, 1932, 1935) ; il examina la diffusion de P. annulata dans certains systèmes hydriques au Nord du Lac de Garda. Il nomme aussi l'espèce en 1931 pour le Lac de Cavedine, en 1932 pour les lacs de Toblino, S. Massenza et Tenno. D'après la bibliographie précédente et sur la base de communications personnelles obtenues par des étudiants du Trentin, Piersanti tirait la conclusion que ces colonisations devaient remonter aux premières années du XX<sup>e</sup> siècle. P. annulata, qui pendant le Quaternaire (Settepassi & Verdel, 1965) et peut-être aussi pendant le Tertiaire (Schutt, 1968) avait connu en Italie et en Europe orientale une répartition plus vaste, a eu dans les derniers 70/80 ans une diffusion rapportable à des causes artificielles anthropiques pour le Lac de Ledro ; restent inconnues celles concernant les autres lacs.

## 5. CONCLUSIONS.

Les disparitions soudaines de certaines espèces ou tout au moins leurs diminutions numériques au cours de la stratigraphie outre plusieurs couches de différentes épaisseurs avec tourbe, nous poussent à penser que le milieu a souvent éprouvé pendant son histoire les variations du niveau du lac. Cet endroit se serait trouvé parfois à une profondeur comprise entre 8-15 m et éloigné des bords du lac de quelque dizaine de mètres, et parfois dans une situation de voisinage des rives, ou presque tout à fait émergé.

Avec B. tentaculata, V. piscinalis, A. crista, S. nitida, Ancylus lacustris, V. con-tectus et les Pisidies nous pouvons simplement affirmer qu'il s'agit d'une malacocénose souvent rencontrée dans des milieux lacustres avec un mouvement réduit de l'eau, avec fond vaseux riche en sédiments organiques provenant en partie du milieu externe, et une production primaire fondée sur les Algues. Des milieux analogues sont aujourd'hui retrouvables dans les lacs des Préalpes, dans certains biotopes de la haute plaine, dans des eaux qui coulent lentement. Très différente, par exemple, est la malacofaune fossile du marais intermorainique de Polada (longueur 350-360 m ; largeur 300-310 m) étudiée par Pini (1878), Adami (1881), Comaggia-Toffoletto (1958) où l'on relève une certaine eutrophisation du milieu avec Lymnaea auricularia, L. truncatula, L. stagnalis, Planorbis cornus, Viviparus contectus qui s'étalent dans les stades tardifs et sémiles de l'écosystème. Par contre dans la stratigraphie des époques "juvéniles", les malacocénoses sont fondées ici aussi sur V. piscinalis et B. tentaculata.

Les Mollusques, dans le cas de faune dulçaquicole, perdent une bonne partie de leur importance d'indicateurs climatiques, surtout parce qu'ils se limitent parfois à fournir une histoire locale et les traits du milieu où ils vivent. Un milieu, donc, qui peut être relié à l'hydrographie générale d'une région susceptible de ressentir les modifications causées par des changements climatiques ou par un brusque équilibre orogéographique différent ; un milieu qui enregistre aussi toutes les nouvelles espèces arrivées, qui à cause de l'habitat défavorable peuvent bientôt disparaître (Boycott, 1936).

Le lac est en outre par lui-même un écosystème niveleur et conservateur dans lequel les variations climatiques externes d'ailleurs très longues se reflètent d'une façon encore moins brusque.

Dans le Lac de Ledro les différences les plus fortes existent seulement entre la malacofaune fossile et l'actuelle ; elles sont dues aux apports qui se sont vérifiés dans le dernier millénaire. Certains sont historiquement mal documentés, au contraire dans le cas de P. annulata nous pouvons affirmer que la transfusion de masses d'eau du Lac de Garda dans celui de Ledro à partir de 1949, est la cause de cette présence. La profondeur moyenne du lac, le fond vaseux, la présence d'une couche d'algues, la hausse thermique des eaux ont sans doute favorisé l'étalement de cette espèce. Déjà Tonolli (cit.) avait observé des transformations importantes dans la faune planctonique à partir de cette date, comme les accroissements considérables de la population de Eudiaptomus steueri autrefois sporadique et la forte contraction du peuplement avec Cyclopus strenuus et Daphnia longispina.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ADAMI G.B. (1881) - Molluschi postpliocenici della torbiera di Polada presso Lonato. Bull. Soc. Malac. Ital., Siena, vol. 7, p. 188-202.
- ALESSIO M., BELLA F., CORTESI C. (1964) - University of Rome ; Carbon - 14. Dates II. Radio-carbon, Roma, vol. 6, p. 77-90.
- ALESSIO M., BELLA F., CORTESI C., GRAZLADEI B. (1968) - University of Rome ; Carbon-14, Dates VI, Radiocarbon, Roma, vol. 10, fasc. (2), p. 350-364.
- ALZONA C., ALZONA BISACCHI I. (1937-1940) - Malacofauna italiana. Vol. 1-4, Genova.
- BATTAGLIA R. (1943) - La palafitta del Lago di Ledro nel Trentino. Mem. Mus. St. Nat. Ven. Trident., Trento, vol. 7, p. 1-63.
- BETTONI E. (1884) - Prodomi della faunistica bresciana. Tip. Apollonio edit., Brescia, p. 1-232.
- BOYCOTT A.E. (1936) - The habitat of fresh-water Mollusca in Britain. J. Animal Ecol., Edinbourg, vol. 5, p. 116, 186.
- CADROBBI M. (1961) - Guida geologica del Basso Sarca, Arco Riva e dintorni. Soc. Mus. Civ. Rovereto, Rovereto, vol. 72, p. 1-131.
- CLESSIN S. (1887) - Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Ver. von Bauer & Raspe edit., Nürnberg, p. 1-858.

- CORNAGGIA-CASTIGLIONI O. (1955) - Ledro E. Una nuova stazione preistorica sulle rive del Lago di Ledro nel Trentino. (Contributi alla conoscenza delle culture preistoriche della Valle del Po), Natura, Milano, vol. 46, p. 165 - 174.
- CORNAGGIA-CASTIGLIONI O., TOFFOLETTO F. (1958) - Il bacino lacustre della Polada ed il suo insediamento preistorico. (Contributi alla conoscenza delle culture preistoriche della Valle del Po) XIV, Natura, Milano, vol. 49, p. 54-70.
- COZZAGLIO A. (1923) - Topografia neogenica e topografia preglaciale in alcune regioni bresciane e trentine. Atti Accad. Roveretana degli Agiati, Rovereto, sér. 4, vol. 6, p. 63-102.
- DALLA FIOR G. (1940) - La palafitta di Molina di Ledro (655m). Memorie Mus. St. Nat. Venezia Tridentina, Trento, vol. 5, fasc. 1.
- DE BETTA E. (1870) - I Molluschi terrestri e fluviatili della provincia veronese a completamento della "Malacologia" di L. Menegazzi. Mem. Acc. Agric. Arti Comm. Verona, Verona, vol. 47, p. 91-256.
- DE BETTA E., MARTINATI P. (1855) - Catalogo dei Molluschi terrestri e fluviatili viventi nelle provincie venete. Tip. Antonelli edit., Verona, p. 1-102.
- FERRARI M. (1958) - Il lago di Ledro. Natura alpina, vol. 9, fasc. 3, p. 79-95.
- FERRARI M., TOMASI G. (1959) - La Valle di Ledro e le sue palafitte. Ed. Manfredini edit., Rovereto, p. 1-153.
- GREDLER V. (1859) - Tirol's Land-und Süßwasserconchylien. II Die Süßwasser-Conchylien. Verhand. der zool.-bot. Ges., Wien, vol. 9, p. 213-308.
- MASSALONGO A. (1860) - Elenco dei Molluschi terrestri e fluviatili fino ad ora conosciuti nelle provincie venete. Atti R. Ist. veneto Sc. Lett. Arti, Padova, sér. 3, vol. 6, p. 126 - 142.
- PIERSANTI C. (1931) - La fauna malacologica del Lago di Cavedine. (Nota sistematica). Stud. trent. Sc. nat., Trento, vol. 12, p. 1-12.
- PIERSANTI C. (1932) - La diffusione della Pyrgula annulata Mühlif. nella Valle del Sarca ed in alcune zone limitrofe. Stud. trent. Sc. nat., Trento, vol. 13, fasc. 3-4, p. 249-251.
- PIERSANTI C. (1935) - La fauna malacologica dei laghi di Cei, Loppio, e Tenno. Stud. trent. Sc. nat., Trento, vol. 16, fasc. 2-3, p. 1-10.
- PINI N. (1878) - Contribuzione alla fauna postpliocenica della Lombardia. Atti. Soc. Ital. Sc. Nat., Milano, vol. 21, p. 774-779.
- PORRO C. (1846) - Mollusca terrestria et fluviatilia. In : Collectiones rerum naturalium Musei mediolanensis. J. Pirola edit., p. I-III, et 1-35.
- RIEZLER H. (1929) - Die Molluskenfauna Tirols. Veröff. des. Mus. Ferdinandeum, Innsbruck, vol. 9, p. 1-215.
- SACCO F. (1935) - Il glacialismo atesino. L'Universo, vol. 16, fasc. 9-11.

- SCHUTT H. (1968) - Über Pyrgula annulata (Linnaeu). Arch. Moll. Francfort, vol. 98, fasc. 1-2, p. 65-68.
- SETTEPASSI F., VERDEL U. (1965) - Continental quaternary Mollusca of lower Liri Valley (Southern Latium). Geologica Romana, Roma, vol. 4, p. 369-452.
- SPINELLI G.B. (1851) - Catalogo dei Molluschi terrestri e fluviali della provincia bresciana con alcune osservazioni sulle principali abitudini e luoghi di dimora dei medesimi. Commentari Ateneo Brescia, p. 122-168.
- SPINELLI G.B. (1856) - Catalogo dei Molluschi terrestri e fluviali della provincia bresciana. TipAntonelli edit., Verona, p. 1-66.
- TOMASI G. (1962) - Origine, distribuzione, catasto e bibliografia dei laghi del Trentino. Studi trent. Sc. nat., Trento, vol. 39, fasc. 1-2, p. 1-355.
- TONOLLI V. (1956) - Il lago di Ledro nelle sue vicende di lago naturale, lago-serbatoio e lago rifornito. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Pallanza, vol. 9, p. 25-48.
- WESTERLUND C.A. (1886) - Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. Lund., vol. 6, p. 1-156.

°            °  
°



## TABLE DES MATIERES

|  |    |
|--|----|
| LES MOLLUSQUES LACUSTRES DES COUCHES SEDIMENTAIRES POST-WURMIEN-<br>NES DU LAC DE LEDRO..... | 25 |
| Résumé.....  | 25 |
| 1. HISTOIRE DU LAC DE LEDRO.....   | 26 |
| 2. LA STRATIGRAPHIE.....   | 26 |
| 3. LA MALACOFaUNE FOSSILE.....   | 27 |
| 4. LA MALACOFaUNE ACTUELLE.....  | 30 |
| 5. CONCLUSIONS.....  | 31 |
| Bibliographie.....   | 32 |



ALCUNI APPUNTI SU HYDROBIIDAE

DELL'ITALIA SETTENTRIONALE

par E. PEZZOLI\*

Le conoscenze di questi piccoli prosobranchi dell'arco prealpino, dell'Appennino settentrionale e del bacino del fiume Po non hanno mai avuto in passato carattere di organicità e completezza. Tutti i lavori e le ricerche antecedenti agli anni '40 sono compendianti da C. Alzona nella "Malacofauna Italica" di cui l'ultima versione sta per esser pubblicata postuma a cura del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. Quanto si sapeva sui vari generi e specie si doveva a ritrovamenti isolati o ad esplorazioni di zone molto limitate col pericolo di creare degli endemismi o delle rarità che al lato pratico hanno poi rivelato di essere dovuti soltanto ad una cattiva conoscenza dei loro reali limiti distributivi. In seguito solo alcuni autori si sono occupati di questi idrobidi come Allegretti, Pavan, Toffoletto e pochi altri in monografie isolate o con citazioni in lavori di diversa estrazione non risolvendo ancora a fondo il problema distributivo. Girod ed io abbiamo iniziato anni or sono una ricerca di impostazione ecologica e distributiva della fauna malacologica dulciacquicola in tutta l'Italia settentrionale e con particolare attenzione ai generi Bythinella MOQUIN-TANDON, 1885 e Frauenfeldia CLESSIN 1879 (Microna sensu Boeters 1970). Da ciò è risultato che questi due generi hanno una vasta diffusione in tutto l'arco Prealpino e nell'Appennino Settentrionale. Il genere Frauenfeldia dai Balcani colonizza il Veneto, il Trentino e la Lombardia spingendosi sino al bacino idrografico del Ticino-Verbanico; sembra mancare in Piemonte (l'unica segnalazione del 1880 di Lessona per una località vicino ad Ivrea non ha avuto riconferma nelle nostre esplorazioni). Frauenfeldia ricompare nelle Alpi Liguri-Marittime e questo farebbe presupporre una sua penetrazione dalla Provenza ove è largamente diffusa.

Il genere Bythinella è presente dal Veneto al Piemonte, nelle Alpi Liguri-Marittime e in tutto l'Appennino del versante idrografico Padano da noi preso in considerazione tranne in una zona compresa fra il bacino idrografico Adda-Lario e quello del Ticino-Verbanico ove è presente, come si è detto, soltanto Frauenfeldia.

Le varie specie di Bythinella segnalate dai vecchi autori (tra cui Germain), per l'Italia settentrionale e in particolar modo per il Piemonte sono tutte da revidere ed uno studio anatomico è in corso da parte del Dott. Giusti sul materiale da noi raccolto. Preliminarmente possiamo dire che sino al bacino Adda-Lario sembra essere presente di Bythinella soltanto la specie schmidti (KUSTER 1855), per le altre zone più occidentali sarebbe opportuna una conoscenza ed un confronto approfondito con le Bythinella presenti in Francia.

Nel contesto di queste ricerche io in particolare mi sto occupando di un gruppo di idrobidi ancora poco conosciuti dal lato sistematico che ho volutamente riunito sotto il genere Paladilhia sensu Wenz (1938-1944) in attesa di serie revisioni anatomiche di cui sta attualmente occupandosi Giusti; questi idrobidi, a differenza di Frauenfeldia e Bythinella che hanno riconquistato ampiamente

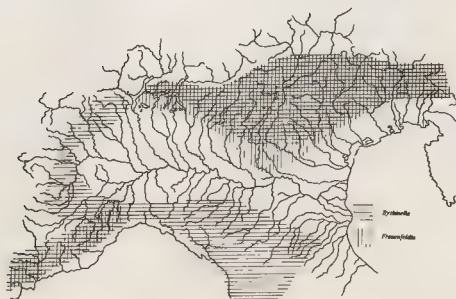
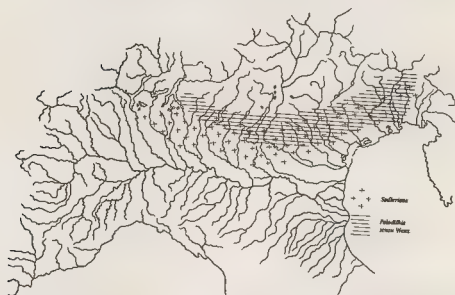
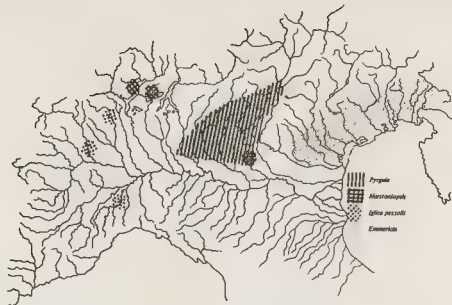
\* Via Fornari, 48, 20146-Milano, Italia. Soc. Malacologica Italiana.

tutte le zone di devastazione glaciale Riss-Wurmiana, sembrano relegati nei corsi idrici ipogei al margine esterno della massima espansione glaciale. Le stazioni di questi sono relativamente scarse ma la diffusione di certe specie si è subito rivelata molto più vasta di quello che si credeva in passato ove si era largamente optato per stretti endemismi. Paladilhia (Lartetia) conci che scoperta da Allegretti nel 1939 era stata ritenuta endemica del Bresciano, è invece presente in tutto il Bergamasco e più ad Oriente sino ai Monti Lessini. Paladilhia (Lartetia) virei descritta nel 1903 da Locard come endemica par il Vicentino si trova anche nella Val Lagarina, sui Monti Lessini e penetra ampiamente nel Veneto orientale. L'elegantissima Paladilhia vobarnensis da me scoperta nel 1967 nel Bresciano orientale per ora non è stata rinvenuta altrove. Oltre alle sopra citate specie di Paladilhia ve ne sono ancora alcune che occupano il Veneto orientale e che ho attualmente in studio, tra cui quelle descritte dal Polonera per la Valle del Natissone nel secolo scorso. Sino al 1967 di Paladilhia (Lartetia) conci e di Paladilhia (Lartetia) virei come pure di Paladilhia vobarnensis non si conosceva che il nicchio raccolto fluitato nei sedimenti dei corsi idrici ipogei, ora si è avuta l'eccezionale fortuna di rinvenirle vive; delle prime due Giusti ha già pubblicato le anatomie mentre l'altra è in corso di studio: successivamente se ne trarrà la revisione sistematica e il rapporto con i generi similari, sia tipicamente orientali, sia con i più vacchi per conoscenza storica che sono quelli francesi. Dai dati emersi tuttavia si può anticipare con fondatezza che i sottogeneri del fittizio genere Paladilhia come li ha intesi Wenz, Wenz, ed in particolare Lartetia, debbano di nuovo essere separati ed elevati a rango di genere come hanno già fatto alcuni autori per Bythospeum, Iglica, Paladilhiopeis, Paladilhia sensu stricto ecc., senza però ricadere nelle divisioni ante Wenz basate soltanto sui caratteri esterni del nicchio; per quanto riguarda le specie conci, virei e vobarnensis sembra effettivamente esserci delle differenze anatomiche notevoli rispetto a Paladilhia pleurotoma BOURG. Queste tre specie prealpine appartengono ad un genere unico a differenza di quel che sembra rebbe osservando soltanto il nicchio.

Un'altro idrobide è stato da me scoperto di recente sul Monte Fenera ed in altre località del Piemonte ed è stato studiato e pubblicato da Boeters come Iglica pezzoli avendone riscontrati alcuni caratteri anatomici accostabili a quelli delle Iglica dei Balcani.

Nella parte orientale delle Prealpi è pure presente il genere Hauffenia POLLONERA 1898 e della specie tellini POLL. 1898 (la specie valvataeformis è senza dubbio un suo sinonimo) ho esaminato parecchie stazioni dal locus typicus che è la Valle del Natissone al Bellunese. Il genere Horatia è presente nel Mantovano; anche di questa sono attualmente in studio le anatomie da parte di Giusti. Nell'arco Prealpino sembra mancare il genere Pseudamnicola PAULUCCI, 1878 perchè Pseudamnicola insubrica KUSTER, 1852, presente nel lago di Muzzano, a Cannero e nel Mantovano, è stata da Boeters attribuita al genere Marstoniopsis. Tipicamente Balcanico è il genere Sadleriana CLESSIN, 1887, che in Italia occupa le risorgive pedemontane risalendo poco le vallate: diffusissima nel Veneto diventa man mano più rara per raggiungere le sue stazioni più occidentali nei fontanili Milanesi e nei pressi di Varese. Altro genere tipicamente Balcanico è Emmericia BRUSINA, 1870 che occupa le vascolarizzazioni della pianura Veneta raggiungendo il Veronese; la specie italiana è la patula BRUMATI, 1838. Concludo menzionando il genere Pyrgula CRISTOFORI et JAN, 1823 che è presente nelle zone comprese tra il lago Benaco, Tenno, Massenza, Toblino, Cavedine, Iseo, Idro, et Endine e raggiunge corsi idrici che si spingono sin verso il fiume Po come per esempio i pressi di Castelfelfredo nel Mantovano e nel fiume Mincio.

Non cito qui, le Hydrobia che sono in Italia ben lunghi dall'essere esaurientemente conosciute e quantomeno fatte oggetto di revisione recente e così pure di un idrobide simile per la forma del nicchio a Pseudamnicola, che vive nel Veneto sino a Ravenna.





LYMNAEA STAGNALIS (L.) EN ESPAGNE

par J. ALVAREZ\*

Par hasard, je découvris en 1966 l'existence de *L. stagnalis* (L.) en Espagne. Jusqu'à ce moment là, je la connaissais seulement du lac de Banolas à Gerone, où, je l'ai su après, elle avait été introduite depuis la France. Dans les écrits d'Azpeitia sur les Lymnéides espagnols, elle n'est pas nommée. Dans la collection du Musée de Madrid, il n'y a pas non plus d'exemplaires espagnols de cette espèce. C'est pour toutes ces raisons que cette découverte est très intéressante.

Les premiers exemplaires trouvés provenaient de la steppe de Leon mais ils n'avaient pas de localisation précise, et j'ai dû parcourir beaucoup de lagunes à la recherche de cette espèce. Enfin, je l'ai trouvée dans trois lagunes différentes. Peu de temps après, on me signala son existence à Salamanca. J'y suis allé et on me donna quelques coquilles mais pas d'animaux vivants. Je pus bien voir aussi les biotopes où ils se trouvaient, mais à ce moment là, je n'en découvrais aucun exemplaire.

Sur une carte de Leon et Salamanca-Zamora, je pus voir qu'il s'agissait de deux zones très différentes et isolées entre elles et évidemment, complètement indépendantes toutes les deux de la zone de distribution de ce Lymnéide dans le reste de l'Europe.

En comparant les coquilles, on voit des différences très claires entre les deux populations espagnoles, et entre celles du Leon et les exemplaires français que j'ai obtenu de Paris et d'autres localités de la France, de la Suisse, et de la Hongrie. Les exemplaires de Salamanca-Zamora sont par contre identiques à ceux des localités centre-européennes mentionnées.

D'un côté, le long isolement, vraisemblablement depuis le Pléistocène, des populations de *L. stagnalis* du Leon à l'égard de toutes les autres populations, pouvait bien avoir été à l'origine d'une forme ibérique différente. Mais, de l'autre côté, les exemplaires de Salamanca que je possède ne diffèrent guère des français et de tous les autres de l'Europe centrale que j'ai pu comparer. C'est pour cela que je crois plutôt que les *L. stagnalis* du Leon sont une forme écologique habitant des lagunes, pas trop grandes et peu profondes, du type steppaire, qui se forment dans les dépressions du terrain non pas grâce à la pluie, mais grâce à des eaux phréatiques qui montent jusqu'à la surface et qui jaillissent dans ces cuvettes. Les lagunes, quand la dépression n'est pas très profonde, deviennent sèches en été et c'est pour cela qu'elles n'ont pas de mollusques d'ordinaire. Si, par contre, elles sont profondes et larges, elles ont des poissons (tanches) et celles-ci ne permettent pas l'existence de *Lymnaea*. De cette façon, seulement quelques-unes d'entre elles ont des mollusques. Etant donné qu'il y a beaucoup de facteurs écologiques qui peuvent influencer la forme de la coquille, comme l'ont déjà indiqué Baker (1911) et Hubendick (1951), qui à son tour cite 24 auteurs qui ont fait des observations sur la variation de la coquille influencée par des facteurs de milieu, la variation si constante et toujours dans le même sens chez les exemplaires du Leon est écologique sans aucun doute.

---

\* Instituto Esp. de Entomologia, Gutierrez Abascal 2, Madrid 6, Espagne.

Les exemplaires de Salamanca et Zamora habitent dans des conditions plus semblables à celles du reste de l'Europe centrale, car ils peuplent de petits cours d'eau appelés "riveras". Ceux-ci courent en automne, hiver et printemps et, en été, entre les mois de juin et août, ils se sèchent et deviennent des flaques d'eau profondes et isolées, là où le lit montre d'importantes dépressions.



Fig. 1 - Localisation de L. stagnalis en Espagne.

Cette étude relative aux coquilles étant réalisée, je tire la conclusion que celles du Leon sont certainement une sous-espèce nouvelle que je dénomme L. stagnalis iberica. La population de Salamanca-Zamora appartient, par contre, à L. stagnalis tipica.

Dans une seconde partie de ce travail, j'ai l'intention de continuer l'étude avec les parties molles de beaucoup d'exemplaires de toutes les localités espagnoles et d'autres pays, pour confirmer l'existence de la nouvelle sous-espèce.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAKER F. C. (1901) - The lymnaeidae of North and Middle America recent and fossil. The Chicago Academy of Sciences, sp. pub. n° 3, p. 133-161.
- GERMAIN L. (1931) - Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France, n° 21-22, P. Lechevalier édit., Paris, 897 p., 470 fig., 13 pl.
- HUBENDICK B. (1951) - Recent lymnaeidae. Kung. Sv. Vet. Hand. Fj. Sev., Stockholm, vol. 3, n° 1, 369 fig., 5 pl.



RYTHMES SEXUELS CHEZ LES CEPHALOPODES

ETUDE EXPERIMENTALE

DU CYCLE BIOLOGIQUE DE LA SEICHE (*Sepia officinalis* L.)

par A. RICHARD\*

En envisageant les rythmes sexuels des Mollusques sous l'angle écologique, un caractère général oppose les Céphalopodes aux Lamellibranches et Gastéropodes. Si ces derniers subissent les variations du milieu, du fait d'un déplacement limité (stades adultes), les Céphalopodes, nageurs remarquablement adaptés au milieu marin (Denton, 1961), sont des migrateurs capables de rechercher le milieu qui leur convient le mieux.

Cette dispersion permet d'ailleurs de comprendre le faible nombre d'études de cycles biologiques qui les concernent (Verril, 1881 ; Grimpe, 1925 ; Tinbergen et Verwey, 1945 ; Mangold, 1963 ; Field, 1965 ; Squires, 1967 ; Summers, 1968).

La réussite de l'élevage de *Sepia officinalis* L. a permis d'étudier l'action des différents facteurs externes et, en interprétant les résultats expérimentaux, de comprendre le cycle sexuel naturel de cette espèce en Manche.

Le cycle biologique est une succession de phases de croissance, de maturation et de reproduction alors que le cycle migratoire peut se résumer à une alternance entre un séjour hivernal dans les eaux du large et à l'ouest de la Manche (minimum thermique vital) et une remontée printanière suivie d'un séjour estival dans les eaux littorales de la Manche/Mer du Nord.

I. FACTEURS EXTERNES.

Les facteurs externes que nous envisagerons sont : la salinité, la nutrition, la température et la lumière.

1. La salinité : Comme la même espèce de seiche (Mangold, 1966) semble capable de s'adapter de la Mer du Nord à la mer Méditerranée et que des chercheurs japonais (Yamamoto, 1940 ; Choe, 1966) ont pu prouver expérimentalement que les Céphalopodes supportaient de grandes variations de salinité, il est probable que ce facteur n'intervient pas de façon importante dans le déterminisme du cycle biologique.

2. La nutrition : L'apport régulier de nourriture est essentiel et conditionne la vie et la croissance de l'animal (Richard, 1967b). Si, pour certains calmars, quelques mouvements erratiques migratoires semblent liés aux mouvements de leurs proies favorites, il ne semble pas que ce facteur conditionne le cycle sexuel.

---

\* Université de Lille 1, Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux - note présentée au Congrès de Caen - 7-12 septembre 1970.

3. La température : La température est le facteur essentiel de croissance tant somatique que germinale (Richard, 1966a, 1966b). La faible température hivernale explique la croissance ralentie de l'animal et sa lente maturation génitale tandis que le réchauffement estival accélère le développement. Nous avons pu constater en comparant plusieurs lots élevés à diverses températures que le rapport gonadosomatique (Poids de la gonade/Poids du corps) reste constant, la température n'intervient que comme facteur accélérateur de croissance.

4. La lumière : C'est le facteur externe qui conditionne le développement sexuel. Les deux phases de maturation génitale et de reproduction ont des exigences photopériodiques opposées : Une phase d'éclairement à longues nuits (cycle circadien) et de faible intensité induit la maturation des gonades (Richard, 1967a) tandis qu'un éclairement de longue durée, freine ce développement sexuel mais déclenche la reproduction chez les animaux mûrs (Richard, 1968). Le déplacement migratoire des seiches, conditionné en partie par les variations de la température en Manche, permet d'expliquer le rythme sexuel. Pendant l'hiver, alors que les animaux sont en profondeur, l'éclairement de faible intensité et à longues nuits favorise la maturation des gonades tandis que lors de la remontée dans les eaux littorales, l'éclairement plus intense du printemps stimule l'activité reproductrice. Comme l'éclairement estival freine la maturation génitale, il limite ipso-facto la phase de reproduction.

Nous avons pu préciser (Richard, 1971a) que les radiations de faible longueur d'onde (bleu, bleu-vert) étaient les seules actives.

## II. FACTEURS INTERNES.

On sait, depuis les expériences de Wells et Wells (1959) que la maturation sexuelle est sous la dépendance de la sécrétion hormonale des glandes optiques. Le fonctionnement de ces glandes endocrines, inhibé par le lobe nerveux supérieur, est lié à la réception de stimuli lumineux. Nous avons pu montrer par observations ultra structurales (Defretin et Richard, 1967) que l'activité sécrétoire des glandes optiques de la seiche est liée à un cycle d'éclairement de faible intensité tandis qu'un éclairement de longue durée (cycle circadien) freine l'activité endocrine des glandes et corrélativement, retarde la maturation sexuelle de l'animal. C'est donc le jeu des variations d'un facteur externe (la lumière) qui détermine l'activité endocrine du facteur interne (la glande optique) responsable de la maturation génitale.

Le comportement grégaire de certains Céphalopodes (calmars en particulier) et le déclenchement simultané de la reproduction chez tous les animaux du groupe laisse penser à un possible "effet de groupe". Chez la seiche, le comportement sexuel d'un couple est certes influencé par l'activité des animaux du même bac d'élevage (réflexe opto-sexuel) mais on a pu montrer qu'un même rythme sexuel s'observe chez une femelle isolée dès le plus jeune âge et chez des couples placés dans des conditions identiques (Richard, 1971b).

## CONCLUSION

Lors des mouvements migratoires, les animaux subissent les variations de l'éclairement qui stimulent ou inhibent les sécrétions hormonales des glandes optiques et entraînent l'alternance des phases sexuelles (maturation hivernale, reproduction printanière) tandis que, corrélativement, les variations thermiques permettent d'expliquer les modifications du rythme de croissance (ralentissement hivernal, accélération estivale).

## BIBLIOGRAPHIE

- CHOE S. (1966) - On the eggs, rearing, habits of the fry and growth of some Cephalopoda, Bull. mar. Sci. U.S.A., vol. 16, n° 2, p. 330-348, fig., graph., tabl.
- DEFRETIN R. et RICHARD A. (1967) - Ultrastructure de la glande optique de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). Mise en évidence de la sécrétion et de son contrôle photo-périodique, C.R. Acad. Sc., Paris, t. 265, sér. D, p. 1415-1418, 2 pl.
- DENTON E.J. (1961) - The buoyancy of fish and cephalopods. Progr. Biophys., vol. 11, p. 177-234.
- FIELDS W.G. (1965) - The structure, développement, food relations, reproduction and life history of the squid Loligo opalescens Berry. Fish. Bull. State of California U.S.A., n° 131, p. 1-108.
- CRIMPE G. (1925) - Zur kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. Wiss. Meeresunt. Kiel., N.F., vol. 16, n° 3, p. 1-124.
- MANGOLD K. (1963) - Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et Milieu, suppl. n° 13, p. 1-285, fig., graph., tabl., 8 pl. h. t., 3 d.p.l. h. t., bibl. (12 p.).
- MANGOLD K. (1966) - Sepia officinalis de la Mer Catalane. Vie et Milieu, sér. A, t. 17, fig. 2A, p. 961-1012.
- RICHARD A. (1966a) - La température, facteur externe essentiel de croissance pour le Céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 263, sér. D, p. 1138 - 1141.
- RICHARD A. (1966b) - Action de la température sur l'évolution génitale de Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 263, sér. D, p. 1998-2001, 1 pl.
- RICHARD A. (1967a) - Rôle de la photopériode dans le déterminisme de la maturation génitale femelle du Céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 264, sér. D, p. 1315-1318.
- RICHARD A. (1967b) - Influence de la température et de la nutrition sur la forme et la striation de la coquille de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). C.R. Soc. Biol., Paris, t. 161, n° 3, p. 620-624, 2 pl.
- RICHARD A. (1968) - Mise en évidence de l'action de la lumière dans le déterminisme de la ponte chez le Céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 267, sér. D, p. 2360-2363.
- RICHARD A. (1971a) - Action qualitative de la lumière dans le déterminisme du cycle sexuel chez le Céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 272, sér. D, p. 106-109.
- RICHARD A. (1971b) - Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Univ. LILLE I - AO 6479, vol. 1, 264 p.; vol. 2, 104 fig., 42 pl.
- SQUIRES H.J. (1967) - Growth and hypothetical age of the Newfoundland bait squid Illex illecebrosus J. Fish. Res. Bd. Canada, vol. 24, p. 1209-1217.

- SUMMERS W. C. (1968) - The growth and size distribution of current year class Loligo pealei. Biol. Bull., vol. 135, n° 2, p. 366-377.
- TINBERGEN L. et VERWEY J. (1945) - Zur biologie von Loligo vulgaris. Arch. néerl. Zool., vol. 7, p. 213-286.
- VERRIL A. E. (1881) - The Cephalopods of the northeastern coast of America. Trans. Connecticut Acad. Sci., vol. 5, p. 177-446, pl. 26 à 56.
- WELLS M. J. et WELLS J. (1959) - Hormonal control of sexual maturity in Octopus. J. Exp. Biol., vol. 36, p. 1-33, 13 fig.
- YAMAMOTO K. (1940) - En japonais "L'influence de la quantité de chlore sur les jeunes de seiches et de pieuvres" Syokabutsu oyobi Dobutsui, vol. 8, p. 1879-1882.

°            °  
°

# TABLE DES MATIERES

|                             |    |
|-----------------------------|----|
| I. FACTEURS EXTERNES .....  | 43 |
| 1. La salinité .....        | 43 |
| 2. La nutrition .....       | 43 |
| 3. La température .....     | 44 |
| 4. La lumière .....         | 44 |
| II. FACTEURS INTERNES ..... | 44 |
| CONCLUSION .....            | 44 |
| Bibliographie .....         | 45 |





## SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969

Siège social : 55, rue de Buffon, 75 - PARIS Vè. Tél. : 331-38-95.

Administration 1971-1972.

|                    |   |               |
|--------------------|---|---------------|
| Président          | : | B. SALVAT     |
| Vice-Président     | : | W. STREIFF    |
| Secrétaire-Général | : | J.C. FISCHER  |
| Secrétaire-Adjoint | : | H. CHEVALLIER |
| Trésorier          | : | P. LE GALL    |

|                           |         |               |
|---------------------------|---------|---------------|
| Autres Membres du Conseil | :       | P. LUBET      |
|                           | :       | A. LUCAS      |
|                           | :       | J. RIPPLINGER |
|                           | :       | J. TARDY      |
|                           | Mme G.  | TERMIER       |
|                           | G. TRUC |               |
|                           | J.      | VOVELLE       |

|                           |   |                        |
|---------------------------|---|------------------------|
| Membres étrangers invités | : | BURCH (U.S.A.)         |
|                           | : | GIROD (Italie)         |
|                           | : | JOOSSE (Pays-Bas)      |
|                           | : | KRIZ (Tchécoslovaquie) |
|                           | : | VAN MOL (Belgique)     |

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membres, personnes physiques ou personnes morales (Laboratoires, Associations, Sociétés). Le montant annuel de la cotisation est de 35 F. pour les personnes physiques et de 50 F. pour les personnes morales. Il est payable par mandat ou chèque à l'ordre de la "Société Française de Malacologie, 55, rue de Buffon, 75-PARIS Vè, C.C.P. 30 387-66 LA SOURCE".

Chaque membre de la Société reçoit des circulaires d'informations ronéotées ainsi que la revue "HALIOTIS" éditée par la Société. Parmi les circulaires, l'information bibliographique est diffusée aux membres par une liste de tous les travaux malacologiques reçus au Siège Social au cours de chaque trimestre (quatre circulaires bibliographiques dans l'année).

Toutes demandes, d'adhésion ou de renseignements, doivent être adressées au Secrétariat de la Société.

|                                      |   |  |
|--------------------------------------|---|--|
| Directeur de la Publication          | : | Le Président de la S.F.M.  |
| Comité de rédaction                  | : | Le Conseil de la S.F.M. et les Membres étrangers invités au conseil. |
| Secrétaire de rédaction<br>et Gérant | : | G. TRUC.   |

Imprimé à Brest

Dépôt légal : 2ème trimestre 1972

20 NOV. 1972

H G  
M